

QUELQUES RÉFLEXIONS SUR LA MORPHOLOGIE, LA MORPHOGÉNÈSE ET LA SYMÉTRIE

par Léon CROIZAT

Certains travaux botaniques parus en France au cours des cinq dernières années (1966-1971) nous ont inspiré des réflexions que nous présentons ici. Elles pourront intéresser ceux de nos collègues qui gardent le goût des idées, et nous paraissent d'autant plus utiles à faire connaître qu'en général les auteurs des travaux envisagés ci-dessus semblent ne pas même avoir eu connaissance des nôtres (voir par exemple sur le même sujet : 10, 12, 13)¹.

Nous voudrions dans cet article donner un bref aperçu de nos écrits, souligner ce qu'ils contiennent de général par rapport à ce qui se publie en France, et analyser différents thèmes saillants. Cette mise au point répondra évidemment à un besoin que met en évidence ce que nous venons de dire plus haut.

Parmi les travaux importants parus en France sans mention de nos publications sur le même sujet, ceux de Michel GUÉDÈS ont attiré l'attention. C'est un morphologiste « orthodoxe » ayant bénéficié pour ce qui concerne sa doctrine de l'approbation de ROHWEDER (36: 427) qui est un « Trollien » convaincu. Seule cette doctrine est valable « to offer satisfactory solutions of morphological and taxonomical problems ». Dans une de ses études (23), notre confrère cherche à prouver que l'homologie du carpelle et de la feuille végétative ne fait aucun doute, thèse absolument opposée à ce que nous avons énoncé nous-mêmes dans l'ensemble de nos travaux depuis les « Principia botanica » (1960). Nous croyons être fondé à revenir sur ce point dans une note qui pourrait faire suite au présent article.

Dans un second travail (20) consacré à la stipule ligulaire des *Drosera*, GUÉDÈS avance que les formations ligulaires sont une forme de trichome ; on observe parfois une gradation entre folioles et trichomes, où les éléments

1. Cette « occultation » ne saurait favoriser le progrès des idées. Elle témoigne dans la plupart des cas d'une étonnante négligence car il s'agit de l'omission complète de centaines de pages écrites sur des sujets importants. Nous n'en parlerions pas si des travaux récents ayant le caractère de mises au point monographiques et qui ne peuvent manquer d'attirer l'attention (24, 30, etc.) n'en contenaient de frappants exemples.

marginiaux peuvent être qualifiés de stipules. Voici la remarque que nous ferons à ce sujet : 1) Dans ce travail et dans le précédent, l'auteur suppose implicitement l'homologie : feuille-carpelle-trichome-stipule, sans développer son propre concept de ces termes. Cet oubli ne tirerait pas à conséquence si tous les botanistes étaient d'accord, par exemple, sur la définition de la feuille et du carpelle. En fait, quel est le « type » de la feuille pour l'auteur? Celle d'une Mousse, d'un Palmier, d'un parasolier? D'après quels auteurs comprend-t-il le carpelle? Même les « orthodoxes » sont loin d'être d'accord sur ce sujet. 2) Les trichomes que l'auteur mentionne chez *Drosera* correspondent aux « organes » que WARMING appelait il y a un siècle, des « épiblastèmes », notion dont nous avons souligné l'intérêt (12a : 1037 s) dans un chapitre consacré aux « trichomoides ». La bibliographie de l'auteur ne cite pas ce travail ni d'autres qui s'y trouvent mentionnés, bien que GUÉDÈS ne conteste pas les idées de WARMING¹, ni au fond les nôtres.

A l'Université de Paris existe un centre d'études botaniques approfondies, qui a produit, avec BANCILHON (6) et ses collaborateurs (7), des études de plus en plus poussées sur la ramification dans le genre *Phyllanthus*. La ressemblance est frappante entre les axes plagiotropes dans ce grand genre et les feuilles composées dans d'autres familles. BANCILHON compare le résultat produit par la destruction du bourgeon terminal orthotrope du *Phyllanthus distichus* avec l'action de « la chirurgie expérimentale » chez la Fougère *Dryopteris aristata*. Nous croyons avoir expliqué (12a : 821 s) les raisons du comportement de cette dernière.

Mais nous sommes encore plus intéressé par l'« homologie » — ce mot sera commenté plus loin — entre le rameau plagiotrope de *Phyllanthus* et les feuilles composées chez les Méliacées, les Légumineuses, etc. Nous n'avons nullement négligé ce sujet (1a : 925, note 2) et sommes de plus en plus convaincu qu'il n'y a pas de séparation absolue entre les uns et les autres. Rappelons des faits connus : 1) En 1917, déjà, (25), le botaniste allemand HARMS a signalé chez le *Chisocheiton pohlianus*, Méliacée de Nouvelle-Guinée, des feuilles portant des fascicules de fleurs² aux nœuds, entre les folioles, et appelé que VOLKENS n'a pas été loin de voir dans les feuilles du *Chisocheiton amboinense* des rameaux d'un certain genre; et que le grand SACHS a pris une feuille de la Méliacée *Guarea* pour une branche. — 2) Sans connaître les données de HARMS, SKUTCH (39)

1. Vidensk. Meddel. Naturhist. Forening. Copenhague 1872 : 10-12 : 159-205; résumé en français : 16-27, Les poils glanduleux de *Drosera rotundifolia* sont traités pp. 18-21.

2. Dans un travail de J. ROUX sur le concept de rameau plagiotrope (Ann. Sci. Nat. Bot. 12^e s., 9 : 109 (1968), dont nous n'avons eu connaissance qu'en février 1972 l'auteur cite le *Chisocheiton spicatus* (op. cit. : 241). Il y a lieu d'ajouter *C. pohlianus* à cette mention. ROUX propose l'utile notion d'« état anté-foliaire »; sur laquelle nous reviendrons plus tard, à propos du concept de feuille. On ne peut situer l'état anté-foliaire dans le cadre de la morphogénèse et de l'évolution que si l'on sait ce qu'est l'état foliaire. L'étude de la végétation est une philosophie, elle n'est possible qu'en respectant la logique; cette dernière veut que l'état foliaire et l'état anté-foliaire qu'il comprend soient considérés ensemble.

étudiant la *Guarea rhopalocarpa* arbre endémique du Costa-Rica précise en 1947 : a) La feuille est « coiffée » d'authentiques bourgeons (« resting buds »), grâce auxquels elle renouvelle sa croissance entre 7 et 11 ans, portant de 1 à 14 paires de folioles pour atteindre jusqu'à 22 paires. b) Le pétiole et le rachis de ce remarquable « phyllome » « present in cross-section a stem-like structure and are early provided with a close ring of cambium ».

On comprendra mieux le comportement, souvent variable, des rameaux plagiotropes bouturés de *Phyllanthus* à la lumière des faits rapportés par HARMS et SKUTCK. De même, dans le feuillage de *Bauhinia* (18), on trouve aussi bien la tendance à la feuille simple de *Cercis* qu'à la feuille composée de *Delonix*. On sait que cette dernière (12a : 206, fig. 26) ne se distingue en général de ses stipules que par la présence d'articulations; il y a donc là un beau champ de recherches pour un botaniste s'intéressant en même temps à la morphologie et à la morphogénèse.

Nous avouons donc notre scepticisme à l'égard de ces déclarations de TROLL (42 : 3) : « Drei und nur drei Arten von Organen sind, die in mannigfach variert Gestalt im Aufbau aller dieser Pflanzen immer wiederkehren : nämlich Achsenkörper, Blatt und Wurzel, die mäss auch als die Grundorgane angesprochen werden » (c'est TROLL qui souligne)¹. Nous ne voudrions pour rien au monde enseigner à nos jeunes botanistes un dogme d'une fausseté aussi manifeste. Même sans parler de *Phyllanthus*, de *Chlsocheton*, de *Guarea*, etc., TROLL n'a pu ignorer que même dans les plantes à cladodes (*Asparagus*, etc.), on constate (28 : 61, fig. 28 (légende), 87, etc.) comme le démontre KAUSMANN, « dozent » à l'université de Rostock que « am Anfang alle Flachsprossanlagen die Bildungselemente (Tunica und Corpus) eines normalen Sprosses aufweisen. Infolge der *gestaltlichen Aenderung* tritt eine Umbildung der Bildungselemente ein, so dass die weitere Histogenese in einem blattanaloge Sinne erfolgt (c'est nous qui avons souligné)². C'est à notre sens une méthode déplorable que de considérer d'abord une bille de chêne, une feuille de laitue et une carotte pour prouver que le monde végétal ne comporte que trois « catégories », « Achselkörper », « Blatt » et « Wurzel ». Ce sont là les « catégories » que toute cuisinière connaît, mais qu'il faut extraire avec soin de la tête des aspirants botanistes³ dès qu'ils entrent dans l'amphithéâtre.

1. « Trois et seulement trois sortes d'organes se retrouvent toujours avec dans la structure une forme variée à l'infini dans la structure de toutes ces plantes, à savoir le corps axial, la feuille et la racine, et par conséquent ils seront qualifiés d'organes fondamentaux. »

2. « Au début tout primordium de cladode présente les éléments formateurs (Tunica et corpus) d'un bourgeon normal. A la suite du *changement de forme* se produit une transformation des éléments formateurs de sorte que l'histogénèse ultérieure s'effectue dans le sens analogue à une feuille. »

3. La bibliographie botanique française est pleine de documents sur l'histoire des idées, mais les auteurs français contemporains ne semblent pas les connaître. Il y a un siècle environ LE MONNIER (Ann. Sc. Nat., 5^e s., Bot. 16 : 302 (1872) écrivait vers la fin de son travail sur la néviation de la graine : « Ces conclusions, si elles sont adoptées, compléteront la théorie des métamorphoses telle que GÆTHER l'a introduite... ». Il est vrai, que, basée sur une distinction purement anatomique, qui seule subsiste, cette doc-

Nous n'insisterons pas davantage sur la question des *Phyllanthus* et de leur ramification, sauf à rappeler que les Fougères (*Gleichenia linearis*, MARCHAL, *Adansonia*, n. s., 5 : 243 (1965) les Lentibulariacées (12a : 134 s; TAYLOR in *Kew Bull.* 18 (1) 1964) etc. présentent aussi des intermédiaires entre « branche » et « feuille », comme d'ailleurs bien d'autres groupes dès qu'ils sont étudiés à fond.

Mais nous examinerons en dernier lieu dans cette Introduction deux travaux, l'un de VERDUS (45), l'autre de PLANTEFOL (34), qui s'attachent à établir chez les Euphorbes une distinction fondamentale entre deux catégories d'épines : celles qui présentent deux « piquants » au bout d'un « podaire » subérisé (*Euphorbia triangularis*, *E. antiquorum*), et celles qui ont deux ou plusieurs « piquants » du type de l'*E. milii* (« *E. splendens* » auct. in cr. induct.) et qui sont propres à Madagascar.

Nous chercherons, pour notre part, à distinguer les « épines » des « stipules », sinon les « hélices » des « orthostiques », revenant ainsi sur des sujets que nous avons traités déjà sans toutefois attirer l'attention des auteurs dont nous examinons les résultats ici.

On remarque, aussi bien chez GUÉDÉS ou BANCILHON que chez VERDUS ou PLANTEFOL, que l'on considère des « homologues » entre feuille végétative, carpelle, poil, stipule, branche, épine, que l'on affirme (GUÉDÉS) ou que l'on nie (VERDUS, PLANTEFOL).

Nous ne pouvons refaire dans ce court article, l'histoire complète des

trine ne présente plus aujourd'hui l'importance que lui attribuait son auteur; cependant au point de vue de l'exposition et de l'enseignement, elle conserve son intérêt en permettant de grouper des détails fort compliqués en eux-mêmes, et il ne faut pas oublier qu'elle a stimulé efficacement les recherches anatomiques ». Pour nous : 1. Toute la pensée française en botanique a été très longtemps dominée — grâce surtout à VAN TIEGHEM et à ses élèves — par les séduisantes imaginations de GÖTTE. 2. Il est bien regrettable que ces dernières aient servi de moule pour l'enseignement et l'exposition de la science, lui ouvrant ainsi des chemins aboutissant à des résultats futiles.

Dans le même travail de LE MONNIER, l'auteur défend son maître VAN TIEGHEM contre TRÉCUL qui contestait la démarcation absolue entre l'« axe » et l'« appendice » : « M. VAN TIEGHEM » écrit-il, « n'a jamais cherché à discuter la valeur des différences qui séparent la tige et la feuille; il a simplement voulu donner une base fixe au raisonnement qu'on édifie à propos de la théorie des métamorphoses » (c'est nous qui soulignons). « Il a cherché en même temps à remplacer par un critérium précis les semblants de preuves tirés de simples analogies, à substituer une méthode générale et toujours applicable à la méthode tétalogique si souvent en défaut... Peut-être en viendra-t-on un jour à étudier la structure de la fleur, du fruit et de la graine par la description pure et simple des différents tissus qui composent ces organes, de leurs rapports d'insertion et de forme, en abandonnant complètement les idées de Götthe. Mais tant que l'on conservera, les formes de langage qui découlent de cette hypothèse générale, il ne peut y avoir que des avantages à posséder une définition précise de ce qu'on appelle la feuille » (c'est nous qui soulignons). Voir aussi (12a : 502, note). TROLL ne pense pas autrement aujourd'hui que VAN TIEGHEM en 1870. Ce dernier avait cependant entrevu une morphologie où la symétrie jouait un rôle; mais le plaidoyer de LE MONNIER revient à un cercle vicieux : on s'exprime avec GÖTTE parce qu'on pense avec lui, et inversement. La conception götthéenne est, « congénitalement », impuissante à dégager un concept adéquat de la feuille (12a : 571, 887-888, etc.). De même VAN TIEGHEM n'a jamais défini, avec la précision dont il se flattait, les limites entre l'axe et l'appendice. Il a été réduit à poser des définitions dont il doutait, pour conserver la théorie des métamorphoses et faciliter l'enseignement, aux dépens de l'exactitude.

«homologies» qui pèsent encore lourdement sur la pensée botanique¹. Nous ne pouvons non plus éviter d'en parler, car ce que nous venons de rappeler amorcé déjà d'importantes discussions. Puisque le poil conduit à la stipule, cette dernière à la feuille, celle-ci à la branche, au carpelle et à l'épine, pourquoi le poil de *Drosera* ne pourrait-il être homologue d'un tronc d'Érable, ou une noix de coco d'une stipule de Merisier? A ceux qui nous diraient : « Arrêtez! vous êtes fous! », nous répondrions : « Si vous êtes disposé à accepter comme sûre l'homologie du carpelle et de la feuille, rapprochant ainsi un concombre d'une bractée florale, pourquoi refuser de considérer comme homologues un noyau de cerise et un piquant d'Euphorbe?

Nous ne pouvons nous refuser à discuter des questions aussi importantes.

B. — DE L'« HOMOLOGIE »

Chaque génération de botanistes, est tentée d'adopter entièrement les idées de la génération précédente, ou au contraire de les refuser absolument. Ces attitudes sont l'une et l'autre mauvaises, et l'expérience semble montrer que l'héritage scientifique d'une époque est valable à peu près pour un quart.

Les trois quarts qui restent reviennent, pour chaque époque, à quelques « vedettes » parmi lesquelles GOETHE tient la place d'honneur. Il suffit de relire son bref « *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären* » paru il y a aujourd'hui 180 ans, pour se rendre compte de son influence sur les morphologistes qui l'ont suivi. La pensée de VAN TIEGHEM, celle de TROLL, celle de EAMES en sont imprégnées, et aujourd'hui encore leurs disciples jugent leur morphologie et celle des autres d'après les axiomes forgés sous la férule du grand homme; ce qui s'en écarte est hétérodoxe pour ne pas dire pendable. Il est, non seulement ridicule, mais incroyable que ce dogme ait encore des adeptes fervents dont certains ne connaissent pas l'origine et la raison d'être.

Pour abrégé, nous renverrons le lecteur par exemple à ARBER (1) ou à l'une de nos notes antérieures, ou encore à BAEHNI qui écrivait (4) : « La contribution de GOETHE, c'est d'avoir mis l'accent sur ces homologies (entre les différentes parties de la fleur) et d'avoir su diffuser ces notions dans le monde scientifique. L'ombre au tableau — et il en est à peine responsable — c'est que d'autres après lui se sont imaginé qu'il suffisait

1. Depuis la rédaction du présent article (décembre 1969), nous avons reçu une étude de HEINSBROEK, P. G., et VAN HEEL, W. A., Akad., Nederl., Vetensch. Proc. sér. C, 72, Botany n° 4 : 431, Amsterdam 1969, sur la vascularisation des étamines de *Victoria amazonica*. Les auteurs concluent: « *If attaching morphological value to the anatomical characters, the parts investigated are not the simple laminar organs they appear to be, but rather flattened three-dimensional—possibly radial or unifacial—structures, of unknown homology* (c'est nous qui soulignons). La morphologie de ces auteurs n'attend pour porter ses fruits que d'être intégrée à la morphogénie comparée et à la symétrie. Elle s'est déjà heureusement débarrassée des « morphological values », « homologies », etc., dont souffrent toujours les travaux d'autres auteurs.

d'attendre une illumination, une intuition, pour faire œuvre scientifique, or la science vraie, c'est-à-dire aussi celle de GOETHE, procède par comparaisons précises, par analyses ménagées avec soin, par contrôles incessants, par de patients recouplements... Nous sommes sur la branche descendante de la courbe qui représente l'évolution de la morphologie. Les derniers échos du coup de cymbale frappé par GOETHE se font entendre encore, mais ils ne nous parviennent plus qu'avec beaucoup de peine. Il reste au crédit du poète-philosophe d'avoir imprimé un mouvement extraordinaire à la science de la morphologie comparée, et d'avoir proposé, il y a un siècle et demi, une théorie qu'on n'a pas encore su remplacer ».

Pour nous, le fait est que la morphologie comparée, atteinte à sa naissance par le « coup de cymbale » de GOETHE, en est restée abasourdie. Sinon, nous ne serions pas aujourd'hui sur la « branche descendante » de l'évolution d'une morphologie qui mériterait alors d'être appelée scientifique. De bons esprits auraient surgi pour guérir la botanique du « coup de cymbale » d'un poète illustre, mais à d'autres titres. Ayant réfléchi plus de trente ans à l'œuvre de « M. DE GOETHE, botaniste », nous concluons que le barde germanique a vulgarisé dans un opuscule de quelques pages¹ une conception vulgarisatrice de la morphologie végétale qui a entravé la naissance d'une véritable science de la morphogénèse².

En voici une preuve : tout le monde admet aujourd'hui que les organes ovulifères des Conifères (Pins, Epicéas, Mélèzes, Génévriers, Ifs, etc.) proviennent de la « compénétration/fusion » de deux sortes distinctes d'organes : 1, un brachyblaste essentiellement stérile ; 2, des axes ovulifères. Cette conception fondamentale s'étend à des ensembles aussi différents que la « baie » de l'If et du Génévrier, l'énorme « pomme » de certains Pins, à des écailles ovulifères très grossières ou très délicates. Fondée sur la vérité, cette notion se prête à des études poussées de morphologie, de morphogénèse, de phylogénie. Pour son bonheur et le nôtre, cette conception ne doit rien au « coup de cymbale » de GOETHE mais doit tout aux sérieux

1. GOETHE étant considéré par le plus connu des dictionnaires à grande diffusion comme un savant « de haute valeur », ce serait un antidote efficace contre le « coup de cymbale » Gœthéen de consacrer à l'Université une des premières leçons de morphologie à un commentaire sérieux du célèbre « Versuch ». Auguste DE SAINT-HILAIRE (Leçon de botanique : 15-16, 1841) avait raison de penser que cet opuscule exposait ses admirateurs à « prendre l'analogie pour l'identité, et même à rejeter des différences de fonctions aussi certaines qu'importantes parce qu'elles seraient le (fait) d'organes qu'ils ne distingueraient plus ; il pourrait en un mot les conduire à l'amorphe, suivant l'expression un peu étrange du poète ; et, il faut le dire, mieux vaudrait mille fois ne faire que distinguer ». Nous pensons comme SAINT-HILAIRE que c'est bien à l'amorphe, c'est-à-dire au désordre dans la pensée que le Versuch nous a conduits.

2. GOETHE a rendu ainsi à la science à peu près le même genre de « service » que DARWIN. Ni l'un, ni l'autre n'ont avancé de données entièrement fausses, mais ils ont offert à des esprits peu préparés à en faire un usage critique un mélange de vrai et de faux dont l'attrait est merveilleux. C'est à ces grandes figures que la science doit un vocabulaire de mots imposants mais assez creux : homologie, parallélisme, adaptation, convergence, dont le rôle est de soulager l'esprit incapable d'aller au fond des choses. La logique la plus en éveil est impuissante contre eux ils sont si utiles à tous ceux qui ne peuvent s'offrir mieux qu'ils ne veulent s'en dessaisir à aucun prix. C'est bien à nos dépens que nous l'avons appris.

réflexions de véritables botanistes (cf. ARBER, 1 : 127 et s). Elle n'a pas été exempte de critiques, mais a fourni une base de raisonnement assez solide pour éviter les querelles acharnées auxquelles a donné lieu pendant un siècle et demi la « nature du carpelle », question où le « coup de cymbale » a retenti comme le tonnerre. Sûrs de l'infailibilité du Maître, des centaines de morphologistes « orthodoxes » ont juré, depuis 1827 que le carpelle est une feuille métamorphosée portant des ovules sur la marge. Sûrs du contraire, des centaines de morphologistes, « hérétiques » hélas, ont affirmé qu'il n'en est rien. Nous croyons pouvoir conclure qu'une question donnant lieu à d'interminables discussions pendant un siècle et demi et n'annonçant aucune solution positive dans l'avenir est fondamentalement mal posée. Il est inconcevable que la morphologie « moderne » de GUÉDÈS (23) puisse certifier que le carpelle est homologue d'une feuille végétative presque au moment où la morphologie, également moderne, de MOCLONIO (32) aboutit à un résultat opposé.

En quoi consiste donc le concept d'« homologie » dont GUÉDÈS fait état? Nous le dirons un peu plus loin, mais nous pouvons déjà lui assigner des limites. Pour GUÉDÈS et les « orthodoxes » en général, un carpelle foliarisé ressemble à une feuille végétative ce qui doit établir que l'un et l'autre sont « homologues » et que le premier est une métamorphose de la seconde. Par contre, pour FOSTER, CROSS (cf. 19, 12a : 511, 541) et pour nous, la ressemblance ne suffit pas à prouver l'homologie. Une écaille de bourgeons ressemble à une écaille quelconque mais on peut voir que certaines demeurent telles quelles, tandis que d'autres deviennent des feuilles de plus en plus « normales » quand le bourgeon se développe. On a montré que le passage de l'écaille à la feuille est dû à un méristème ventral qui n'existe que chez certaines écailles. Pour CROSS, aucune homologie ne peut être acceptée entre les écailles à méristème ventral et les autres, et il s'agit en fait d'organes différents.

Cet argument nous semble échapper même à la critique des morphologistes « orthodoxes ». En effet si nous voulions, en nous prévalant de l'« homologie » : trichome-stipule-feuille-rameau, comparer un jeune embryon de *Quercus* à un pied de *Drosera*, nos « orthodoxes » eux-mêmes nous diraient qu'il est absurde de remonter à la première monade pour essayer de prouver qu'une baleine est un ciron métamorphosé : à chaque progrès morphogène la baleine devient plus baleine et le ciron plus ciron et les « homologues » dépendent de la présence ou de l'absence d'attributs que la saine raison — non pas ce qu'a écrit GOETHE à ce sujet en 1790 — est qualifiée pour apprécier. Dans cet esprit, CROSS a parfaitement raison de nier toute homologie entre une écaille à méristème « foliaire » ventral et une écaille qui n'en a pas. De même on niera qu'un carpelle puisse être homologue d'une feuille végétative, puisqu'ils n'accomplissent pas les mêmes fonctions et résultent évidemment de processus morphogènes différents. Un carpelle en virescence qui « redevient feuille » n'a rien à voir pour nous avec le « contrôle » hormonal ou autre qui agit sur la destinée d'un primordium pour en faire ou bien une feuille végétative, ou bien un carpelle : c'est là qu'est la véritable différence entre ces organes. Ce contrôle une

fois levé, carpelle et feuille peuvent converger morphologiquement de façon plus ou moins convaincante, ce qui ne peut étonner puisqu'ils sont tous deux dans une région de la plante soumise aux mêmes conditions. On ne dira pas pour autant que le carpelle est « homologue » de la feuille; ce serait parler un langage inexact¹. En effet en invoquant des « homologues » qui n'ont rien de précis, qui ne s'appuient aucunement sur telle ou telle fonction, qui partagent, ou non, tel ou tel méristème, ou ne peut aboutir qu'à construire des phrases. C'est si manifeste que les plus « orthodoxes » des morphologistes, par exemple LEINFELLNER, auquel se réfèrent ROHWEDER et GUÉDÈS (36), refusent parfois et peut-être souvent de proposer des « homologues » qui devraient pourtant leur paraître bien établies. LEINFELLNER (12a : 542) est bien d'avis qu'on ne peut invoquer d'homologie entre pétales et staminodes, et en donne des raisons (29 : 404) qui rappellent celles que CROSS invoque pour nier l'homologie entre écailles à méristème foliaire et écailles sans ce tissu. « Die verschiedenen, in ihrer äusseren Form die normalen Kronblätter oft täuschend nachahmenden Zwischenbildungen haben aber mit den echten Kronblättern nichts gemein, denn sie zeigen bereits einen hohen Grad von morphologischer Spezialisierung, während die Trennung der Entwicklungswege der Staub- und Kronblätter innerhalb der Ontogenese sehr früh erfolgt, nämlich bevor irgend eine Differenzierung eingetreten ist » (c'est nous qui soulignons)². Cependant, en bon « orthodoxe », LEINFELLNER ajoute aussitôt : « Nur die peltaten Kronblätter haben die erste Phase ihrer Ontogenese mit den Staubblättern gemeinsam » (seuls les pétales ont la première phase à leur ontogénèse commune avec les étamines). L'« homologie » ne perd pas tous ses droits grâce aux pétales peltés et aux étamines.

Ne voulant pas « couper » à notre tour l'« homologie » en « quatre », nous dirons cependant que pour nous la « peltation » signalée par LEINFELLNER amorce une transition entre « pétale » et « étamine » à la façon

1. Ces réflexions ne sont pas nouvelles, et SAINT-HILAIRE les proposait déjà il y a cent cinquante ans. Nous rappellerons encore ces mots du même auteur (*loc. cit.*) : « La théorie de GÖTTE avait été bien longtemps négligée, et depuis dix ans (1830) il n'a peut-être pas été publié un seul livre organographie ou de botanique descriptive qui ne porte l'empreinte des idées de cet écrivain illustre. Je ne le dissimulerai cependant point : cette théorie qui explique d'une manière si satisfaisante l'organisation extérieure du végétal, est accompagnée d'un danger que GÖTTE lui-même n'avait pas craint de signaler, et auquel il n'a pas su toujours échapper entièrement. Le botaniste qui ne voudrait voir qu'un seul côté des choses, elle pourrait facilement le conduire à prendre l'analogie pour l'identité, et même à rejeter des différences de fonctions aussi certaines qu'importantes ». Ceci est très juste : la théorie de GÖTTE en effet a profondément influé sur toute la botanique à partir de 1827 (12a : 402); et, ancrée au plus profond d'elle grâce à l'appui de A. P. DE CANDOLLE et de VAN TIEGHEM entre 1827 et 1914, et de presque tous les morphologistes d'Allemagne jusqu'à nos jours. Elle est toujours là, poussant quiconque n'est pas mis en garde à « prendre l'analogie pour l'identité » avec tout ce qui en résulte. On ne guérira pas de cette maladie avant d'avoir bien reconnu son « virus ».

2. « Les différentes pièces intermédiaires, ressemblant souvent à s'y méprendre, dans leur forme extérieure, à des pétales normaux, n'ont pourtant rien de commun avec les véritables pétales. En effet, elles présentent déjà un haut degré de spécialisation morphologique, alors que les modes de développement des étamines et des pétales dans l'ontogénèse se distinguent très tôt, avant même aucune espèce de différenciation.

des poches sécrétrices des pétales de Renoncule, des « appendices ventraux » de l'étendard des Légumineuses (22) ou des altérations de coloris si fréquentes à la base de la face interne des pétales dans de nombreuses familles, etc. On connaît aussi des étamines parfaites qui ne donnent pas de pollen « viable ». L'« homologie » entre le pétale et le staminode n'est donc pas impliquée par la peltation du premier. Il est possible qu'un des grands concepts de la morphologie « orthodoxe » permette d'accorder à la peltation des qualités qui nous échappent encore, mais nous ne voyons pas pourquoi LEINFELNER l'invoque ici. Même si nous étions disposé à admettre la « métamorphose » et les « homologies », les questions suivantes resteraient posées : 1) Quelles sont les causes et les conditions de la métamorphose ? 2) Par quelles techniques, quelle méthode, au nom de quel critère peut-on en définir les degrés ? L'analogie n'est pas l'identité ; encore moins l'apparence peut-elle être une preuve, sinon le soleil tournerait encore autour de la terre.

On conçoit qu'un jeune esprit sérieux aspirant à tracer un sillon en botanique morphologique se sente mal à l'aise et hésite à choisir entre l'« orthodoxie » et l'« hérésie ». Il voit que tel auteur assure que le carpelle est l'homologue de la feuille végétative sans définir la feuille de façon précise ; tel autre assure que le carpelle est tout autre chose qu'une feuille, mais s'entend répondre que la méthode histogénétique qui le confirme est trompeuse, et que GOETHE, après tout, apporte une explication élégante et simple à l'image de bien des lois valables et qu'il suffit peut-être d'interpréter. CROIZAT lui, est inspiré par le mauvais Esprit, ROHWEDER a la chance de posséder la faveur de l'Esprit juste¹. Il est ridicule de se demander si une observation « travaille » pour ROHWEDER ou pour CROIZAT ; ce n'est pas ainsi qu'on arrachera à la Nature ses « secrets ». On entreprend une étude comme on peut, nullement comme on veut, en employant n'importe quel moyen, n'importe quelle technique, n'importe quelle méthode qui semble pouvoir donner des résultats intéressants pour expliquer les faits que l'on cherche à éclaircir. A ce jeu, chacun peut se tromper et avoir

1. La pensée botanique est aujourd'hui dans un tel désarroi qu'il est souvent impossible de se comprendre sur les questions les plus simples. Nous venons (mars 1972) de recevoir un travail (extrait) de ROHWEDER et TREU-KÖHNKE (dans Viertelj. Naturforsch. Gesellsch., Zürich, 116-2 : 195, 1971), où nos collègues helvétiques nous accusent avec NOZERAN, EMBERGER et MEEUSE (coopération imprévue) de n'avoir rien compris à l'inflorescence de *Houttuynia*. Nous serions heureux d'examiner ici même les arguments des auteurs, mais la chose n'étant pas possible, nous dirons seulement : 1) Le schéma de la fleur de *Magnolia* qui a suscité la critique de ROHWEDER (cf. sa bibliographie, sous : CROIZAT) veut indiquer seulement qu'en variant la position des étamines dans la fleur, on en fait une inflorescence, ce qui est évident ; 2) ROHWEDER et TREU-KÖHNKE sont parfaitement d'accord avec nous lorsqu'ils disent, par exemple (*op. cit.* : 211) : « The terminal flower is not composed of monomerous lateral flowers, but of fertilized bracts, i.e. it is a peloria-like structure rather than a pseudanthium ». Nous en étions là au plus tard en 1960 (12a : 293, fig. 95-C, 296, fig. 36, etc.). Nous avouons être incapable de saisir la différence entre une structure péloriée et un pseudanthe quand il est évident que les deux n'en font qu'un (*op. cit.* : 296, fig. 36-C). Nous avons développé avec précision les observations présentées ici brièvement (Mem. Soc. Brot. 23, 1973).

raison à tour de rôle, et chaque cas doit être contrôlé, mais tout est perdu si l'on remplace une méthode efficace de travail, et dès le début, par des mythes et des superstitions. C'est GOETHE qui l'assure? Très bien... allons voir!

Revoyons en effet comment GUÉDÈS vérifie que le carpelle est homologue d'une feuille végétative, et laissons au lecteur le soin de conclure.

C. — DE « L'HOMOLOGIE » DU CARPELLE ET DE LA FEUILLE VÉGÉTATIVE CHEZ *MERREMIA*

C'est avec plaisir que nous mettons au crédit de l'auteur du travail que nous allons analyser qu'il ne laisse pas ses lecteurs dans le doute. GUÉDÈS nous montre en effet (Fig. 1), on ne peut plus clairement (23; 153 fig. 7/1-II-III) de quelle manière s'établit l'homologie du « carpelle » et de la « feuille végétative » chez le *Merremia angustifolia*, espèce de Convolvulacées, objet de ses recherches.

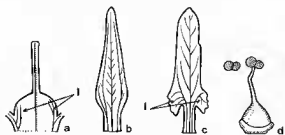


Fig. 1. — Les schémas a, b, e (d'après GUÉDÈS: 23 152-153, fig. 7 /I, II, III) démontrent « l'homologie du carpelle (I) et de la feuille végétative (III) » de l'avis de cet auteur. Les faisceaux latéraux I et a (carpelle) auraient la même valeur que ceux desservant en c les oreillettes de la feuille végétative; la figure d (op. cit., 140 fig. 1 /I) montre le « gynécée normal » de *Merremia angustifolia*. On remarquera : 1) La courbure se faisant dans le haut du style; 2) en haut, à gauche, la différence entre les stigmates.

Il nous fait voir également (Fig. 2) le gynécée de cette plante (op. cit., 140 fig. 1/VII à XI, etc.) avant et après la « métamorphose » qu'il subit dans l'état de virescence. Nous savons que GUÉDÈS tient aux « homologues » (voir 21 : 489, etc.), et — si nous étions enclins à adhérer à l'ordre d'idées de l'école à laquelle il appartient avec TROLL, ROHWEDER, RAUH (voir 16 : 345 s), etc. — nous pourrions aboutir sans peine avec lui à la conclusion que (23 : 159) : « l'étude du gynécée normal et tératologique (phylloclique) montre l'homologie de chaque carpelle avec une feuille végétative et permet de le préciser avec assez de détail ».

Quelle qu'en soit la raison — nos lecteurs la découvriront bien — « l'orthodoxie » ne saurait nous attirer car aujourd'hui elle brille d'un feu moins vif même à Rome et à Moscou. Ils nous est impossible de souscrire aux prémisses de GUÉDÈS pour les motifs que voici : 1) Sa méthode de travail, « orthodoxe » au sens le plus certain du terme, ne dépasse aucunement les limites atteintes depuis très longtemps : c'est de l'anatomie des faisceaux qu'elle s'occupe surtout et avant tout. Cette méthode part du point de vue que c'est la vascularisation qui est la clé de voûte de l'organe.

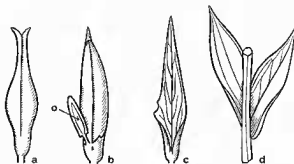


Fig. 2. — Le gynécée dimère de *Merremia* (a), affecté de virescence, se décompose en « feuilles » (d) en passant par les états « aberrants »; (b) l'ovule est en o, et (c) (d'après GUÉDÈS, *op. cit.* : 140-141, fig. 1/VIII, X, XI).

Pour nous, c'est plutôt l'organe qui forge sa vascularisation. Disons donc que la méthode de GUÉDÈS est absolument, ou presque, *morphologique*, tandis que, à notre avis, elle devait rêtré — pour être vraiment valable — autant *morphogénique* que *morphologique*. Si c'est l'organe qui est responsable de sa vascularisation, il convient évidemment de savoir comment, pourquoi, où l'organe se forme, quels sont ses rapports, etc.; 2) Naturellement, et d'après la conception qui la domine, la morphologie de GUÉDÈS ne s'occupe guère de symétrie et d'histogénèse. Nous n'aurons rien à dire au sujet de cette dernière dans ce très court article, mais nous ne manquerons pas de faire des commentaires au sujet de la première comme nous en avons donné un exemple (12a : 732 s) il y a déjà dix ans.

Nous avons assez longuement écrit sur la symétrie (dont la phyllostaxie n'est qu'une branche : 11, 12, 13), et nous avons en projet un article élémentaire en français sur ce sujet, que nous espérons faire paraître en 1973.

Il n'est donc pas nécessaire que nous donnions ici des précisions que nous avons déjà présentées en détail ailleurs et dont nous renouvelerons bientôt l'exposé. Tout ce que nous tenons à souligner est que l'absence totale de tout rappel à la symétrie dans les travaux de l'école dont TROLL est le pontife suprême est facile à expliquer. En effet, aucune des doctrines de TROLL lui-même sur le sujet (14 : 86, fig. 78) n'est correcte : sa *Grundspirale* n'est que l'antique « spirale génératrice »; ses *Parastichen* ne sont

que des vues confuses de l'esprit. Nous reviendrons sur le sujet, naturellement, mais, dans l'entre-temps, ce que nous avons déjà publié est suffisant pour nous mettre à l'abri de faciles critiques.

Si au sujet du travail de GUÉDÈS, nous insistons sur la symétrie, en voici les raisons : 1) le style de *Merremia angustifolia* (Fig. 1, *d*) est courbe à son extrémité (23 : 140, fig. 1/1), et les masses stigmatiques en sont inégales. L'ovaire coiffé d'un pareil style (13) est forcément zygomorphe, quoiqu'en suggèrent les apparences; 2) Ayant atteint son plein état (voir Fig. 2/*d*) la virescence des carpelles figurée par GUÉDÈS nous montre que ceux-ci s'insèrent à des niveaux différents sur un axe-support central à 5 faces. On pourrait soupçonner que l'un des carpelles-feuilles est à cheval sur 2 faces, étant accolé (ou sous-jacent?) à l'autre carpelle-feuille qui, lui n'est attaché qu'à une seule; 3) Nous ne savons pas si le croquis de la figure 1 - IX est tout à fait exact¹. Il montre en tout cas que l'embrasement entre les 2 carpelles en cours de foliarisation est déjà beaucoup plus ouverte d'un côté que de l'autre.

Il n'est donc pas douteux que le gynécée, et partant la fleur de *Merremia* semblent être actinomorphes mais ne le sont aucunement. En « défaisant » l'ovaire, la foliarisation qui l'atteint prouve à l'évidence — ce qui est d'ailleurs confirmé par le style à l'état normal — que cette fleur est zygomorphe par sa partie centrale.

Nous n'en saurions rien de plus — GUÉDÈS est lui-même complètement muet sur ce sujet — si cet auteur ne nous avait pas renseigné au sujet de la symétrie du gynécée de *Merremia* grâce à une heureuse remarque faite en passant, et que voici (23 : 139) : « Comme dans toutes les Gamopétales bicarpellées, le gynécée syncarpe est constitué de deux carpelles antéropostérieurs. L'un, supérieur, est opposé au sépale 2, l'autre est situé entre les sépales 1 et 3 ».

Nous avons montré depuis longtemps (12a : 638, fig. 73; 687, fig. 80, etc.) que le diagramme théorique de la disposition phyllotactique $2/5^2$ aboutit à la « superposition » exacte entre les feuilles 1 et 6. Cette disposition n'est cependant pas réalisée dans le fait car, si jamais elle l'était, elle troublerait *forcieusement* l'ordre de construction de la stèle. En effet, amorcé par l'intercalation de la feuille 3 entre les feuilles 2 et 1, de la feuille 4 entre 1 et 2, de la feuille 5 entre 2 et 3, cet ordre doit se poursuivre, et se poursuit forcément, par l'intercalation de la feuille 6 entre 3 et 1 grâce à un décalage d'environ 30-36°. Ce décalage (voir notre Fig. 3/a) est la

1. On pourrait penser d'après la figure 1-XI de GUÉDÈS (notre Fig. 2-*d*) que les « carpelles-feuilles » en pleine virescence ne sont plus opposés, mais se rapprochent par une marge. Dans ce cas on supposerait un glissement du « carpelle-feuille » 3-6-1 (voir Fig. 3-*b*) vers la position 1, par exemple. Malheureusement, les schémas de notre auteur étant rudimentaires du fait que ce n'est que l'« homologie » qu'il poursuit, on ne peut rien tirer de positif à notre sens.

2. Cette disposition est une de celle qui, dans le langage de Plantefol et de son école sont dites à « 2 hélices ». Nous avons exposé ailleurs les raisons qui nous empêchent de faire emploi de ce langage (*op. cit.* : 672 s.). Nous y revenons dans un article de prochaine publication.

prosensthèse, fait déjà reconnu en 1837 par les frères BRAVAIS, mais jamais expliquée à ce jour¹.

Ceci étant connu, plaçons sur un diagramme à 2/5 les carpelles de *Merremia*, d'après les indications qu'en donne GUÉDÈS. Nous verrons aussitôt que : 1) Entre les sépales 1 et 3 se loge un sixième membre en état

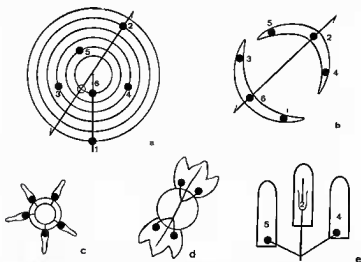


Fig. 3. — a, Diagramme « classique » de la symétrie à 2/5. L'arc de cercle entre 1 et 2 mesure 144° (= distance angulaire entre 1 et 2, 2 et 3, etc.). En théorie, 6 est « superposé » à 1; en fait, il en est écarté d'environ 36° (*prosensthèse*), ce qui le situe « en opposition » à 2 (144° entre 1 et 2), + 36° (entre 1 et 6 en *prosensthèse*) = 180° . — b, En se combinant, les éléments 3, 6, 1 et 5, 2, 4 respectivement produisent deux « écailles » opposées. — c, Diagramme d'un système à 6 écailles (celle en *prosensthèse* est indiquée par un triangle) dont 5 sont sous-jacentes à 1 ovule. — d, En se « fusionnant » les 6 écailles en donnent 2 (trilobées; en tout cas, d'origine 3-naire) avec 4 ovules, ce qui répond au type carpique de *Merremia*. — e, Les 3 écailles primaires 5, 2, 4, n'étant pas originellement au même niveau, se sont « fusionnées » autour du placenta (ovules en ronds noirs) sur une « surface totale » aplanie par « pélorisation » (voir le texte principal).

1. LOISEAU ne dit mot de la *prosensthèse* (30 : 17) sinon à titre, dirait-on, d'une astuce dont la « Théorie de la Spirale génératrice » se prévaut afin de comprendre les dispositions verticillées dans son schéma unitaire. Nous ne pensons aucunement comme lui. Cet auteur reconnaît d'ailleurs comme certain le « fait curieux » que les angles de divergence tendent (*op. cit.*, 17, note) à une valeur de $137-138^\circ$. En admettant ce « fait curieux » comme certain, LOISEAU admet la *prosensthèse* au même titre. En effet, l'angle de divergence théorique de la disposition 2/5 est de 144° , son angle réel d'entre $137-138^\circ$. La différence entre 144° et $137-138^\circ$ étant d'environ 6° , le décalage se faisant entre les feuilles 1-5/6 est d'environ $6^\circ \times 5$ (ou 6), c'est-à-dire, de $30-36^\circ$, ce qui représente précisément la valeur de *prosensthèse*. La *prosensthèse* n'est pas toujours visible dans le feuillage (voir 1a : 638, fig. 73-b), mais joue un rôle essentiel au sein de la stèle, car c'est à elle qu'est due (*op. cit.* : 683, fig. 79; 687, fig. 80-D; etc.) l'intercalation régulière des faisceaux foliaires dans l'anneau central. Il est frappant qu'un fait de cette importance, ait échappé à l'attention de milliers d'auteurs, lesquels ont pris la *prosensthèse* pour une vue de l'esprit ou n'en ont dit mot.

de prosthèse. Ce membre est le premier d'un deuxième cycle ; 2) Le sépale 2 est situé à environ 144° (= distance angulaire théorique) du sépale 1. Les sépales 1 et 2 ne sauraient donc s'opposer à 180° . L'opposition se vérifiait au contraire normalement entre le sépale 2 et un sépale surnuméraire (c'est-à-dire, amorçant une nouvelle série 6-11, dont les membres 7-11 ne sont pas réalisés), sépale ainsi placé entre 3 et 1 que montrent nos schémas (Fig. 3/a et 3/b).

En dépit de sa simplicité, cette constatation est d'une extrême importance pour l'analyse de la symétrie florale en général. S'il est facile de concevoir que, dans un système quinconcial (c'est-à-dire, à symétrie 2/5), on atteigne sans difficulté un système trimère par suppression des deux derniers membres, 4 et 5, il est moins facile de passer à un ensemble à 1/2 en partant d'un ensemble à 2/5. S'il est exact, ainsi que GUÉDÈS le dit, que le plan du gynécée de *Merremia* est celui même des Gamopétales bicarpellées (ce qui nous paraît probable¹, le schéma de notre figure 3/b acquiert une valeur qui ne saurait échapper à nos sagaces lecteurs.

Sans nous soucier pour l'instant de ce que saura en dire l'avenir, nous constaterons que le plan du gynécée de *Merremia*, etc. nous fait entrevoir deux stades. Dans l'un que l'on pourrait supposer primitif (Fig. 3/c) nous sommes en face d'un strobile ♀ à symétrie 2/5 (ou dérivées : 3/8 5/13, 8/21, etc.) ce qui n'est aucunement une différence sérieuse) dont chaque « écaille » simple est sous-jacente à 1 ou plusieurs « ovules ». Dans l'autre (Fig. 3/d), 6 « écailles » s'associent 3 par 3 en formant 2 « écailles composées »² dont le secteur central est stérile, les latéraux sous-jacents à 1 ovule chacun (dans le cas de *Merremia*). Le strobile primitif a donc subi une réduction à 2 secteurs en même temps qu'une « refonte » qui a placé ces 2 secteurs sur le même plan et au même niveau. Des « métamorphoses » de ce genre présupposent une « réduction » et une « transformation » totale du strobile primitif ce qui, selon notre manière d'interpréter les faits, trouve sa contre-partie dans la pélorie couronnant la hampe florifère de *Digitalis*, par exemple, par une fleur pluricarpellaire actinomorphe (17 : 27-28) à partir de la mise en « refonte » de fleurs normalement bicarpellaires zygomorphes.

1. Trop souvent, les circonstances nous ont empêché de développer à fond nos discussions. Tout ce que nous pouvons ajouter ici est que l'« axe de symétrie » qui joint les positions 2 et « 1/3 » dans *Merremia* et les Gamopétales bicarpellées est inversé dans le sens 3-« 2/4 » selon Matzke (voir 12a : 745, fig. 90-D), dans les *Stellaria*. Il y a dans ces observations du travail pour une génération d'habiles étudiants de la morphogénèse et de la morphologie végétales. Bien que paraissant « énormes » etc. (voir l'opinion de MARTENS (31) nos travaux ne sont que l'amorce d'une œuvre de très grande envergure dans plusieurs champs dont prendront soin nos successeurs. Nous ne sommes qu'un humble pionnier.

2. Nous aurions beaucoup à dire que l'association et la dissociation entre « écailles », « membres foliaires », etc., que nous ne faisons que mentionner dans ce petit article. La bibliographie au sujet est impesante, mais comme il faudrait la commenter, le plus souvent en détail, nous ne pouvons nous en occuper ici. Rappelons en tout cas que COSTERUS (8) rapporte la présence chez *Rhododendron* de « pistils » plus ou moins monstrueux à l'intérieur ou à l'extérieur de l'ovaire normal, de « très petits carpelles » plaqués contre la face externe des carpelles « légitimes », etc. C'est de la pélorie mal venue que ces manifestations.

Nous ferons aussi la remarque que, dans l'écaïlle composée 5-2-4, les écaïlles composantes 5 et 4 sont intérieures à l'écaïlle 2 alors que, dans l'écaïlle composée 3-6-1, les écaïlles composantes 3 et 1 sont extérieures (sous-jacentes) à l'écaïlle 6. Il nous semble qu'un tel fait indique que la « fusion » des écaïlles 5-2-4 et 3-6-1 respectivement est due surtout à l'intervention des placentas (Fig. 3/e) ayant joué le rôle de « points de ralliement » par rapport à des écaïlles composantes placées à des niveaux différents. On en conclura — ce qui n'a rien de nouveau pour nous (voir l'analyse de la fleur de *Parnassia* (12a : 732 s) à laquelle nous avons été amené par les données de MARTENS) — que la symétrie, mieux encore, l'agencement en totalité, du gynécée est déterminé par les organes porteurs d'ovules, indépendamment des « carpelles ». Nous montrerons dans un prochain article que la phyllotaxie est elle aussi déterminée par l'organe qui, dans la feuille, en forme la nervure centrale (voir à titre de prélude 12a : 706, fig. 82; 714, fig. 85). On sait que certains auteurs par exemple HUNT (26, 1a : 376, 501 note; etc.) ont reconnu dans le « carpelle » : « A dichotomous branch-system¹ », aucunement une « feuille à ovule ». « Branche ou feuille » quel qu'il puisse être, le « carpelle » de *Merremia* suggère en effet un « placenta » dichotome (fig. 3/e) « transfusé » dans une « écaïlle composée ». Si l'on nous reprochait qu'une telle manière d'envisager le « carpelle » et ses rapports avec le « placenta », en faisant de ce dernier un système d'axes ovulifères, est une vue de l'esprit que rien n'appuie, nous dirions que : 1) VAN TIEGHEM lui-même, et personne jamais ne plus fut « orthodoxe », admettait que le placenta des Tropéolacées, Primulacées, etc. (12a : 486, note) consistait

1. Les idées de HUNT (26) mériteraient un article à part. Pour cet auteur, le carpelle tire son origine : « Ultimately from a dichotomous branch system », mais : « More immediately... from a palmate structure of 3 main lobes »; en quoi HUNT, GUÉDÉS (paraît-il) et nous-mêmes sommes d'accord. Pour nous, HUNT a raison là où il dit : « Leaf and carpel are both considered to have evolved along independent lines of specialization from this primitive 3-lobed appendage » (c'est nous qui soulignons). Cet auteur prête à PAYER, 1857, l'opinion que : The carpel is a carpellary leaf inserted by its base on the two branches of a bifurcate axis carrying the ovules ». Cette définition ne s'oppose aucunement aux données de notre figure 3e, et il n'est aucunement obligatoire de l'entendre au sens que le carpelle est homologue d'une feuille végétative dont les régions ovulifères ne sont que les nervures. Pour nous, PAYER a assez bien vu en 1857, HUNT n'a sûrement pas tout mal vu en 1937, et il nous semble que mettre au point leurs idées et les nôtres pour l'essentiel ne présente aucune difficulté sérieuse. Malheureusement, tout s'aigrit et tourne, dès que « l'orthodoxie » s'en mêle en exigeant la présence d'une idée à titre d'« orthodoxe ».

Une dernière remarque s'impose, qui, à notre point de vue, est d'une extrême importance : le « carpelle » n'est aucunement un organe unitaire, une « feuille métamorphosée » portant ovules au long (ou au voisinage) de ses marges. C'est, bien au contraire, un organe composé dont font partie : 1) Une ou plusieurs « écaïlles », homologues de celle d'une « pomme » de conifère (c'est-à-dire de nature complexe); 2) Un ensemble « placentaire » et ovulifère essentiellement indépendant des « écaïlles » qui sont au-dessous. Notre manière d'entendre le « carpelle » ne date pas d'hier (voir 12, 13, etc.) nous y sommes revenu récemment avec force (Mem. Soc. Brot. 23, 1973).

Nous tenons à préciser notre point de vue dans le but d'éviter toute ambiguïté. Nous sommes au courant, en effet, de mots et de phrases qui, pris à contresens, font dire à un auteur ce qui n'est assurément pas dans ses véritables intentions. Il peut même arriver qu'une phrase, qu'un mot malheureux — dont l'auteur est coupable sans le vouloir — prête à des confusions qu'il importe d'éviter.

en « rameaux ». C'est bien ce que MOELIÖ (32) vient de confirmer en ce qui concerne les Primulacées, etc.; 2) L'étude de la placentation du genre *Datura* — dont la fleur est gamopétale et foncièrement « bicarpellée » — a amené SATINA à conclure (38 : 147) que les carpelles, parois carpellaires et placentas de ce genre important semblent bien être : « Not foliar but rather axial in nature »; 3) La placentation de *Erycide* (Convolvulacées, 33 : 405, 410, fig. 11) est « basale » et comprend de 4 à 5 (ce cas est rare) ovules. L'ovaire et le style (surtout) de *E. sapotacea* font entrevoir un ovaire à 5 « carpelles ».

La « transfusion » que nous envisageons du placenta dans le carpelle (Fig. 4/a, b) n'a rien d'inusité : elle se vérifie, en tant que processus morphogène, non seulement entre l'axe ovulifère et l'écaïlle des Pins, Sapins, etc.



Fig. 4. — a, Écaïlle dans laquelle s'est « transfusé » le placenta. — b, Écaïlle sous-jacente à un placenta « libre ». *Observation* : Les combinaisons placenta/écaïlle a et b sont la conséquence de différences de détails anatomiques aucunement de différences morphogéniques profondes. On ne voit pas, le bon sens aidant, pourquoi une différence de ce genre a donné lieu — pendant plus de 150 ans ! — à d'insupportables différends entre morphologistes se disant « orthodoxes » — pour lesquels seul le schéma a est admissible — et leurs collègues ayant à faire avec des « carpelles » qui montrent tout autre chose, un « placenta libre » selon le schéma b, par exemple.

— sans pour cela se vérifier chez les Cupressacées en général — mais encore entre le spadice et la spathe des Aracées (voir la série *Lysichiton-Caladium-Spathanthum*) etc. 12a : 987, fig. 125/A III; 994, note; *op. cit.* 12b : 1702, fig. 201). L'exclure d'office dans le cas du « carpelle » et du « placenta » des Angiospermes est abusif, d'autant plus que les auteurs de quelques poids (STERLING, par exemple, 40; quoiqu'en pensée GUÉDÉS, 21), l'ont nettement suggéré¹.

En tout cas, et quelle que puisse être la manière dont on envisage ces questions, la thèse qui fait du « carpelle » l'homologue d'une « feuille végétative » ne vaut guère mieux — si ce n'est bien moins — que les preuves de toute sorte qui s'y opposent. Nous pourrions ajouter à leur poids et à leur volume une foule de rappels, mais nous n'en voyons aucunement la nécessité; il est en effet évident que ceux qui vivent toujours avec TROLL

1. Remarquons que la « transfusion » d'organes sexuels dans la « bractée » sous-jacente n'est aucunement l'apanage des plantes supérieures. Elle se vérifie également par exemple chez *Tmesipteris*, SYKES en fournit des cas variés (41 : 84, fig. XIII) (12a : 308, fig. 37-C). Persister à dire que la « transfusion » est impossible, etc., est entièrement en contradiction avec ce que montre la Nature.

et d'autres dans l'ombre de GOETHE sont à court de données histologiques — (ce que, de façon, très générale, FOSTER leur reprochait avec raison il y a environ trente ans, 19) — et fort peu au courant de la symétrie. Cette carence est sérieuse.

Sans pour cela prendre ici parti entre les amis et les ennemis du « carpele » de GOETHE — notre rôle est surtout de rapporter dans cet article des faits et leur interprétation, en général, bien entendu, nous ne voudrions pas être rangé parmi les premiers — nous nous permettons de suggérer à nos lecteurs qu'il est utile à la botanique de mettre fin à la confusion de prétendues « orthodoxie » et « hérésie », en admettant que, par principe, Placenta et Carpele sont des organes indépendants. En leur accordant l'indépendance nous ne sacrifions aucunement le droit de les associer et de les dissocier. Ce à quoi nous visons — si jamais la chose est possible — est de mettre enfin terme à des querelles inutiles, et à des méthodes de travail qui, « très recommandables » lorsqu'il n'est question que de chercher « midi à quatorze heures », des « homologues », des « métamorphoses », des vertus orthodoxes et des crimes d'hérésie, nous font autrement piétiner sur place et perdre un temps précieux. Rien, par exemple, de plus simple que la symétrie, mais rien aussi qui n'ait été plus abominablement traité depuis le jour où — ce fut en 1515! — LÉONARD DE VINCI observa que dans beaucoup de plantes la feuille 6 est située au-dessus de la feuille 1.

L'analyse d'ailleurs fort sommaire, que nous venons de terminer fait appel à des considérations de symétrie qui, elles aussi, n'ont rien de nouveau pour nous (voir 12a : 666, fig. 77; 679, fig. 78; 683, fig. 79; 687, fig. 80; 694, fig. 81; 706, fig. 84; 732 s, etc.), mais ne se rencontrent que par exception dans la bibliographie botanique en raison de l'incroyable confusion qui l'afflige pour tout ce qui concerne la phyllotaxie. Nous souhaitons vivement que cet obstacle soit levé, ce à quoi nous destinerons un travail prochain. Rien de plus aisé en effet, que la symétrie prise du bon côté, c'est-à-dire à partir des *symétries minima* $1/2$ et $1/3$, dont la somme en mathématiques reviendrait à $5/6$, mais en phyllotaxie à $2/5$. Voici comment : $1/2$ est le symbole de 1 tour à 2 feuilles, $1/3$ de 1 tour à 3 feuilles; d'où $2/5$ est le symbole de 2 tours à 5 feuilles, revenant à $2/5$ feuilles par tour. La symétrie à $2/5$ est donc intermédiaire entre les symétries $1/2$ et $1/3$ dans la série : $1/2 - 2/5 - 1/3$. Il s'ensuit que : 1 tour à 2 feuilles + 1 tour à 3 feuilles = 2 tours à 5 feuilles, c'est-à-dire : $1/2 + 1/3 = 2/5$. Les symétries à $3/8$, $5/13$, etc. faisant suite à la série $1/2$; $1/3$, $2/5$ reviennent elles-mêmes à : $2/5 (= 1/2 + 1/3 + 1/3 = 3/8)$; etc. On en déduit que : 1) Toute la « Hauptkette » (série phyllotaxique primaire) : $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$, etc. tourne autour de feuilles opposées par paire ($1/2$) et disposées par combinaison en « verticilles » 3-mères ($1/3$); 2) Tout système composé de $n + 1$ membres tend à revenir par combinaison, suppression, etc. à $1/2$, $1/3$, $2/5$ (Loi des Symétries Minima; voir 13 : 757 s); 3) Les « fractions » de la symétrie ($1/2$, $1/3$, $2/5$, etc.) ne reviennent évidemment pas à celles des mathématiques pures, en dépit de tout ce qu'on en a assuré, et en assure toujours; 4) Il y a de cela 145 ans, un Français, DUTROCHET (11 : 176) s'était rendu compte que : « Le nombre 2 est le fondement

de toute l'arithmétique végétale; c'est de lui que dérivent par « dissociation » les nombres premiers 3 et 5 et par « déclinaison » le nombre premier 7 ». Ayant bien vu, il est tombé dans l'oubli sur le champ pour faire place aux notions fumeuses d'une foule d'auteurs qui n'ont en fait rien compris.

Laissons ce sujet (voir 12a : 633 s) et revenons aux thèmes de GUÉDÉS. Il nous dit (21 : 493) : « La portion ovarienne du carpelle correspond à la base foliaire » (*op. cit.* : 491); « La majeure partie de l'écaille lui correspond (lui correspond = correspond à la base de la feuille (« Unterblatt »)). Le rudiment d'« Oberblatt » qu'elle porte correspond à celle de la feuille ».

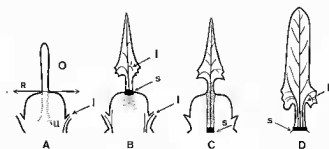


Fig. 5. — Nous figurons en A le « carpelle-type » de GUÉDÉS (voir note fig. 1/a), lequel se partage en *Unterblatt* / région de la cavité ovulaire (en dessous de la ligne R), et en *Oberblatt* / pétiole — lame foliaire (en dessus de cette ligne). U et O indiquent ces deux régions. I sont les faisceaux desservant l'appareil ovulifère (indication omise sur le côté gauche du « carpelle »). — B, Le « carpelle-type » de GUÉDÉS portant pétiole et limbe tirant origine de l'articulation supérieure S. — C, Le même, dans lequel pétiole et limbe sont issus de l'articulation S' (ici infère). — D, Le même, avec *Unterblatt* réduite à une simple articulation / cicatrice foliaire. L'articulation est complètement banale et le pétiole est, naturellement, extirpulé. — *Observation*. : En aucun cas les faisceaux latéraux (I) du « carpelle-type » de GUÉDÉS ne sont « homologues » de la vascularisation de l'oreillette du limbe de la feuille. De ce point de vue nous contestons formellement les conclusions de ces auteurs.

En rapportant ces indications au schéma (Fig. 5/A) qui amorce, selon GUÉDÉS, la « métamorphose » du carpelle de *Merremia* en « feuille végétative », nous ne pouvons douter de ce que cet auteur entend par « écaille » « portion ovarienne », « *Unterblatt* » et « *Oberblatt* », et là nous sommes parfaitement d'accord avec lui. Ajoutons que les auteurs sont, en général, eux aussi d'accord pour trouver à « l'écaille » trois parties, centrale et latérales¹, dont la première donne, par évolution secondaire, le pétiole et le

1. Le « phylome primitif » (qui ne se distingue aucunement au « télome primitif » : on sait en effet qu'au niveau des Psilophytales, les trois catégories « classiques » (axe, feuille, racine) ne se différencient pas encore, la « feuille originale », etc., ont constitué le sujet d'innombrables travaux que nous ne pouvons rappeler ici même en passant. Le fait est cependant que, dans ces travaux, on revient avec beaucoup d'unanimité au concept d'un « membre foliaire » (réel ou apparent) ; pour HUNT, on le sait (26), le carpelle est « télome », composé de trois parties, que ce soit « écaille », « carpelle » ou « feuille » dont il est question dans le cas particulier envisagé. Brouillé à souhait par des auteurs à court de *principia botanica*, le Problème de la Feuille assure aujourd'hui encore aux chercheurs capables de l'affronter en toute liberté un champ sans limites. C'est, au fond, le problème fondamental de toute la botanique. Nous nous en occuperons prochainement.

limbe de la feuille végétative, les deux latérales les stipules (dans le cas de « l'écaille-carpelle » ces parties sont normalement ovulifères). Il semble bien que le secteur médian soit absent chez *Quercus*¹.

ROTH nous dit (37 : 245) que le pétiole est issu autant de l'*Unterblatt* que de l'*Oberblatt* selon le cas. Elle ne peut avoir tort puisque c'est TROLL lui-même qui nous montre (sans pour cela en dire mot) comme le pétiole chez *Berberis* prolonge l'*Unterblatt*, faisant place seulement à son extrémité supérieure à l'articulation qui le sépare du limbe (42 : 163, fig. 154/II à X); ou bien qu'il fait partie de l'*Oberblatt* (*op. cit.*: 162, fig. 162/IV; voir également 12a : 990, fig. 110), auquel cas l'articulation s'insère entre la partie inférieure du pétiole et l'*Unterblatt*.

Il est franchement curieux que personne ne semble s'être sérieusement occupé après LECOMTE (12a : 205, note) du problème capital des « articulations » (y inclus les « nœuds doubles » (27) dont l'importance est majeure dans de nombreuses plantes (12a : 987, fig. 125; 989, fig. 126, etc.). Nous n'avons aucunement la prétention d'aborder de pareilles questions dans ce petit article, mais, à titre informatif², nous pensons pouvoir souligner ce qui suit³ : 1) L'articulation entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt* se situe parfois à l'extrémité supérieure de la première (*Berberis*; voir ci-dessus); 2) Elle peut être entre l'*Unterblatt* et la tige-mère, mais souvent de telle façon que les stipules persistent sur la tige dont elles représentent une « énaion corticale ». Le pétiole tombe dans ce cas plus ou moins au ras de la base des stipules.

Revenons maintenant au schéma de note (Fig. 5/A), qui selon GUÉDÈS amorce la « métamorphose » du « carpelle » en « feuille végétative » chez *Merremia*. Plaçons une articulation entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt*, et nous en tirerons le schéma de la figure 5/B; les oreillettes de la feuille végétative ne correspondent aucunement dans ce cas aux parties ovulifères de l'*Unterblatt* ainsi que cet auteur le voudrait.

Articulons maintenant le pétiole à la base de l'*Unterblatt* d'accord avec les indications de GUÉDÈS. Il ne s'en suivra aucunement (fig. 5/C) que les oreillettes de la feuille soient homologues des côtés ovulifères de l'*Unterblatt*. En effet, et d'accord une fois de plus en ceci avec cet auteur, c'est bien l'*Unterblatt* qui correspond à la partie ovulifère du carpelle. Or (Fig. 5/D), les oreillettes de la feuille végétative reviennent à l'*Oberblatt*, aucunement à l'*Unterblatt*; le pétiole se prolongeant *au-dessous* de ces oreillettes suffit à l'établir³.

1. Plutôt que véritablement absent il pourrait avoir été transféré au soubassement (12a : 1065, fig. 136).

2. Nous écrivions, il y a de cela 30 ans (9), un article au sujet des « *nerve centers* » de la feuille, article qui, publié en Chine, a disparu depuis de la circulation sans que personne en ait fait état. Il n'est qu'une ébauche, mais pas au point de mériter d'être mis aux oubliettes. Tout ce que nous en avons gardé consiste en deux ou trois extraits. Des originaux en existent-ils encore en Chine? Nous l'ignorons.

3. Nous ferons remarquer que, dans un de ses travaux sur les organes arpiques de *Datura* (*American Jour. Botany* 31 : 502, 1944), SATINA a dit persuadé que : « The style is an emergence from the top of the carpel wall... The histological structure of the stylar wall reminds one of the petal and sepal which are foliar in nature ». D'autre

En admettant qu'il soit licite d'invoquer l'homologie entre le « carpelle » et la « feuille », on ne saurait cependant en toute logique l'étendre à l'*Oberblatt*. En effet l'*Oberblatt* se produit à partir d'un méristème qui, présent dans l'*Unterblatt* (écaille, cataphylle des auteurs américains, etc.) destinée à « émettre » un *Oberblatt*, ne l'est pas dans d'autres écailles. Cette différence est évidente pour tout auteur au courant de l'histogénèse foliaire et de la symétrie, mais comme ces disciplines n'intéressent que fort en passant la morphologie d'inspiration Trollienne, ceux qui la pratiquent ne s'en rendent pas toujours compte. On comprend sans difficulté, naturellement, que, mis en face des carpelles des Wintéraracées (Fig. 6/A), BAILEY et NAST, couple fort timoré de morphologistes (5 : 479) n'aient pu

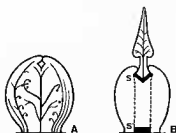


Fig. 6. — En A, « carpelle-type » d'une Wintéraracée d'après BAILEY et NAST (5, pl. V, fig. 17). — En B, le même carpelle (*Unterblatt* émettant pétiole et limbe à partir de l'articulation S ou S').

qu'avouer que : « The conduplicate form, placentation, and vascularization of the megasporophyll do not conform with the classical interpretation of the angiospermous carpel bearing marginally attached ovules ». On ne peut s'attendre, naturellement, à ce que d'aussi respectables savants s'expliquent en plus grand détail. En tout cas, ayant soumis à l'analyse la vascularisation de *Austroballeya* (12a : 648 s), nous n'avons rien trouvé nous-même à redire. S'ils n'ont rien vu de la remarquable symétrie de cette Wintéraracée — cas d'ailleurs normal dans tout travail « orthodoxe » — BAILEY et NAST ne se sont cependant aucunement trompé en refusant de supposer dans son carpelle l'homologue d'une feuille tout court. Chez les Wintéraracées aussi bien qu'en général, le carpelle n'est, en tout cas, pas une feuille végétative, c'est-à-dire l'organe qu'est la *feuille* dans le langage courant. Le carpelle est, tout au plus, l'*Unterblatt*. C'est tellement évident que le plus fruste des schémas (Fig. 6/B) suffit à montrer avec quelle facilité on ajoute une *feuille végétative* au « carpelle » (Fig. 6/A) de BAILEY et NAST. On en conclura que tout auteur homologuant le « carpelle »

part, SATINA assure (*op. cit.* 30 : 462, 1943) que : « The various components of the carpel are axial in origin ». Elle ne se contredit aucunement, puisque « l'écaille est autant « phylome » que « télome », mais un organe qui est une « émergence » des parois de la partie supérieure de « l'écaille » suggère de près un « pétiole/flame foliaire » avorté.

à la « feuille » fait appel à un langage extrêmement imprécis puisque, en effet, la « feuille » se compose pour le moins de deux parties différentes, *Unterblatt* et *Oberblatt*; et il est loin d'être sûr que le « carpelle » est lui-même homologue de l'*Unterblatt* sans plus. Le plus souvent, le « carpelle » est un organe à plusieurs couches (voir : épicarpe, mésocarpe, endocarpe, etc.), dont l'*Unterblatt* (pris au sens le plus large du terme, c'est-à-dire, au sens d'écaille très en général — n'est qu'une partie.

Nous avons déjà dit que ces *carpelle et placenta sont des organes indépendants*. Nous ajouterons à ce principe, pour nous absolument fondamental de la *morphogénèse* florale (nous laisserons à la *morphologie* — pour autant qu'elle en soit capable — de décider dans le cas particulier de la « trans-fusion » susceptible d'associer les deux), un deuxième principe que voici : La nature de la paroi du carpelle — ou, pour mieux dire, des parois du gynécée — est loin d'être aussi simple que celle du limbe foliaire¹.

Il est des cas où le « carpelle » est assez vert, assez mince, etc. pour qu'on le prenne aisément pour une « feuille ». Cependant, dans le cas de beaucoup le plus fréquent, les parois du gynécée sont infiniment plus compliquées que les tissus d'une feuille véritable. Par exemple : on rencontre dans le « péricarpe » / « épicarpe » des Protéacées (12a : 317, 409, note) des cambiums fasciculaires et interfasciculaires; les parois de l'ovaire de *Lychum* sont autant « capsulaires » que « bacciformes » (13 : 304 s) etc. Même chez les Convolvulacées on découvre des ensembles carpologiques, pour ainsi dire, qui diffèrent nettement du cas de *Merremia*, comme ceux de l'*Operculina*, genre chez lequel le fruit est une pyxide à déhiscence circum-scissile. Une déhiscence de ce type, ou « à fenêtres » (voir *Stictocardia*, 33), n'est concevable qu'à la condition (12a : 495 s) d'admettre la présence dans les parois de l'ovaire de tissus différents. Il est d'ailleurs normal de voir le « carpelle » des Convolvulacées se dissocier au moment de la déhiscence en 4, 6, voire 8 valves, ce qui démontre une fois de plus que les parois en sont composées. Nous avouons ne pas comprendre du tout pourquoi la morphologie qui se prétend « orthodoxe » ne fait aucun cas de la déhiscence, point culminant de toute la genèse carpique. Si l'on peut ergoter à plaisir sur la « nature » du carpelle, disons, de *Celastrus*, à partir de coupes faites dans le bouton, il y a peu à corriger sur la nature de ce même organe tel qu'il se révèle (12a : 381, fig. 44/D) par la déhiscence. Il nous semble de plus (*op. cit.* : 387, fig. 45), que les limites entre placenta et carpelle (au sens de : « feuille végétative » ovulifère) sont extrêmement floues chez *Celastrus*. Il suffirait en effet de border les vaisseaux aboutissant

1. Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on tombe sur des travaux dans lesquels la distinction est faite entre les *carpelles* et les *parois de l'ovaire*. SZABÓ s'en est rendu compte en étudiant les Dipsacacées (Ann. Botany 37 : 333, 1923), famille chez laquelle les carpelles sont « axiles », et ne contribuent pas à la formation des parois de l'ovaire (*walls of the ovary*). Avouons d'ailleurs que séparer le « carpelle » de « l'endocarpe », du « mésocarpe », de « l'épicarpe », présente des difficultés d'ordre théorique et pratique dont les auteurs ont en masse, préféré se tirer en ne parlant que du « carpelle ». Nous ne nierons pas que la terminologie qui découle de la « Théorie de GÖTTE » est d'une extrême commodité. Elle glisse sur la surface de troublantes questions, et serait merveilleuse si elle n'était pas ce qu'elle est foncièrement.

aux ovules dans le placenta de ce genre, d'une lisière de tissu mince et verdâtre pour y voir au moins les prodromes d'une « feuille végétative » à ovules. La définition du « carpelle » d'après l'école de GOETHE, TROLL, etc., est sans contredit la plus commode que l'on puisse imaginer, car... eh oui!... le carpelle est l'homologue, à quelques ovules près (eux-mêmes foliaires bien entendu), de la feuille, et ce sont les carpelles qui forment le gynécée! Mais dès que l'on rapporte cette conception simpliste de la carpologie, de la fleur, etc. aux problèmes de la nature vivante rien n'en reste, parce que tout est à la fois infiniment plus compliqué *du point de vue morphologique* et infiniment plus profond *du point de vue morphogénique*. A bien regarder, la définition « orthodoxe » du « carpelle » voudrait être en effet morphogénique en raison de ce qu'elle s'efforce de simplifier au maximum toutes les morphologies carpellaires par une définition d'ensemble. Malheureusement, ce qui manque à cette définition — conçue par un poète en 1790! — est précisément le sens exact de ce que la pensée scientifique attend des mots qu'elle emploie à des buts déterminés et précis.

Ne craignons donc pas de dire à autrui et à nous-mêmes certaines vérités, qui bien que blessantes pour notre amour-propre, sont indispensables au progrès de nos sciences : 1) La botanique, en général, s'est morcelée en « spécialités », souvent très avancées du point de vue technique, sans jamais se soucier pour autant de mettre à jour sa pensée. Il s'ensuit que la botanique n'a aujourd'hui aucune doctrine de fond, aucune pensée générale, aucun point de raillement capable d'assurer la synthèse entre ses « spécialités », en un mot, *aucune philosophie*. A ce point de vue (16 : 420) une œuvre immense de construction nous attend; 2) Une preuve de ce que nous venons d'affirmer est dans le fait, tenu pour indiscutable par des auteurs qualifiés et nullement anciens (BAEHNI, par exemple 4), que nous avons été incapables de trouver une « théorie » meilleure que celle que GOETHE, botaniste amateur si jamais il en fût, imaginait *il y a 180 ans!* Que ceux qui ne connaissent pas cette « théorie » se fassent donc un devoir d'y réfléchir, et surtout de bien la lire avant de s'engager aveuglément dans les voies de « l'orthodoxie » ou de « l'hérésie »; 3) Naturellement, il y a *énormément* de vieux, de suranné, de fruit de pure compilation dans nos travaux en général. Nous sommes devenus à un tel point ignorant de l'histoire de notre propre pensée que nous ne savons plus distinguer en elle ce qui est blanc de ce qui est noir, ce qui est caduc de ce qui est permanent. En raison de cette ignorance, il ne nous est pas interdit d'espérer que, toute faible qu'elle puisse être en elle-même, notre œuvre favorisera par un courant de pensée éminemment *utile*, en tant que *synthétique* et *analytique* à la fois, le « démarrage » d'une botanique générale moins ancienne que 1790. N'est-ce pas la « Théorie de GOETHE » — ainsi que BAEHNI nous l'a montré — qui moule aujourd'hui encore notre « morphologie »¹.

1. Bien que plus nuancée que l'opinion de BAEHNI, celle d'OZENDA n'en diffère au fond aucunement. Ce dernier pense (dans Rev. Scientif. 84 (7) : 403, 1946) que la « théorie foliaire » issue de « l'idée primitive de GOETHE » n'a pas encore été rendue « entièrement caduque » par les « larges brèches » que les auteurs modernes lui ont faites. Paul BRTRANDE lui aussi (Les Végétaux vasculaires : 37, 1947) croit que : à GOETHE revient l'hon-

N'est-ce pas ce que DARWIN affirmait en 1859 de la « Geographic Distribution » qui est la « biogeography » des « great international experts » d'aujourd'hui?

EN RÉSUMÉ; nous reprochons à la morphologie soi-disant « orthodoxe » un caractère superficiel de la pensée et de la méthode qui, en lui faisant voir « l'homologie », lui interdit cependant de se rendre compte de ce qui vaut beaucoup plus pour les fins de la connaissance raisonnée de l'évolution et de la morphogénèse des végétaux. Parfaitement conscient que, pour l'instant, l'esprit des temps n'est pas en notre faveur, nous avons décidé

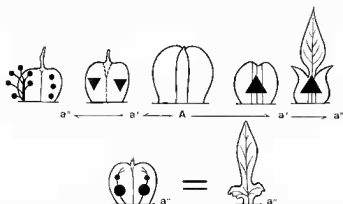


Fig. 7. — En haut : Notre conception des rapports entre « carpelle » et « feuille » végétative. — Pour nous, « l'écaille » A marque le point de départ de deux processus morphogénés. L'un d'eux (a' , a'' à gauche) est sexuel, aboutissant par des méristèmes *ad hoc* (symbolisés en a' par des triangles inversés) à un « carpelle » dont le placenta peut être « transfusé » (a'' , côté droit) ou libre. L'autre processus (a' , a'' à droite) donne, grâce à un « méristème ventral (symbolisé par un triangle en a') une feuille végétative. Cette conception a pour nous l'avantage de rapprocher l'organe d'assimilation (*feuille*) de l'organe de reproduction (*écaille ovulifère* ou *anthéridifère*) d'une manière logique, autoursant ainsi de fructueux recoupements entre les deux. — Observation : MELVILLE a pour nous raison en pensant (Proc. Linnean Soc. (Londres) Sess. 164, Pt. 2 : 175, 1953) que chez les Angiospermes : « Considerable morphological changes were the result of relatively simple genetical changes ». La méiose bloquée et les fausses microspores chez *Marsilea hirsuta* observées par MARTENS et FELLER (Acad. Roy. Belgique, Bull. Cl. Sciences, ser. 5, 36 : 722, 1950) excitent bien l'intérêt.

En bas : Comment l'école « orthodoxe » s'imagine que le « carpelle » (a'' , à gauche) est « homologue » de la « feuille végétative » (a'' à droite). Cette conception ne voit que les apparences, sans se rendre compte de la véritable nature de la « virescence /foliarisation » du point de vue morphogénétique, méconnaissant ainsi les grands processus différentiels en jeu.

neur d'avoir synthétisé les idées qui avaient cours de son temps en y introduisant la clarté et la simplicité caractéristique de son génie ». Nous nous demandons toujours : 1) comment on peut appeler « foliaire » une théorie si personne ne sait aujourd'hui ce qu'est véritablement la feuille, et GÆTHER en 1790 en savait assurément encore moins que nous?; 2) Rien de plus simple et clair que par exemple : le principe « tout méchant n'est qu'un bon mal tourné ». Ce qui reste à comprendre est ce que veut dire : méchant, bon, mal, tourné. Pareillement, la « théorie foliaire » de GÆTHER et de ses admirateurs nous laisse à deviner ce que serait vraiment le « carpelle », la « feuille », l'« homologue », la « métamorphose », etc. C'est beaucoup, surtout dans la pensée scientifique dans laquelle rien ne vaut qui ne soit net, précis.

de continuer notre œuvre sans le moindre souci de l'écho qu'elle peut susciter ou, pour mieux dire, ne pas susciter, dans l'assurance raisonnée que son jour viendra. Nous ne pouvons cependant pas nous taire lorsqu'un auteur bien connu, et qui paraît ne pas être au courant de nos travaux, en attaque une partie essentielle par une étude où l'on prouve, à ce qu'il en semble, que le « carpelle » est « homologue » d'une « feuille ». On se rendra compte sur-le-champ de ce que cet auteur propose, et nous voyons au contraire, en jettant un coup d'œil sur les croquis ici annexés (Fig. 7), que notre interprétation trouve ses arguments, pour sa part, dans des notions de symétrie et d'histologie (articulations, etc.) dont la morphologie « orthodoxe » paraît être encore dépourvue. Nous formulons le vœu que les tenants de cette école veuillent bien en juger dans un esprit différent de celui qui les a portés à voir (36 : 413) dans le diagramme floral des Saururacées une : « Reines Phantasiegebilde » et qui leur a conseillé (43 : 148) d'exclure la présence chez *Limosella* de : « Echte Stipeln », à remplacer aussitôt par des : « Scheidige verbreiterte Teile der Blattbasis ». Il y a tout de même quelques différences entre discuter dans un esprit analytique et synthétique et ergoter sur les termes de définitions préconçues. C'est grâce à des définitions de ce genre que l'on a fini par réduire la « morphologie » au niveau d'une théologie. On décide d'abord, par un acte de foi, que tel ou tel organe est « feuille », « branche », « ovule », « ovaire », « fleur », « pseudanthe », etc., et, une fois la définition posée, on se chamaille entre « orthodoxes » et « hérétiques » au profit de la « gloire » de GOETHE, 1790, de PAYER, 1857, de TROLL, 1940, de CROIZAT, 1948, etc. C'est ridicule au pied de la lettre, car tout cela nuit au respect de la Nature autant qu'à celui de l'esprit.

D. — LES ÉPINES DES *EUPHORBIA*

Nous n'écrivons ici que quelques lignes pour mémoire, car avant que ce petit article ne paraisse, un autre sera publié dans *Webbia* avec de nombreuses figures, traitant de la morphologie extérieure des Euphorbes charnues particulièrement.

En s'efforçant d'établir une différence fondamentale entre les épines des Euphorbes à 2 piquants (type *Diacanthium*) et de celles revenant au groupe malgache *millii*, VERDUS (45) et PLANTEFOL (34) ne se sont pas rendu compte de deux faits essentiels que voici : 1) Un endémisme nettement malgache, *Euphorbia pachypodioides* se caractérise (44 : 144, 174) par : « Les deux épines de la même paire insérées sur un même coussinet (podaire) », ce qui le place nettement — du point de vue morphologique et systématique — parmi les espèces de *Diacanthium* qui foisonnent en Afrique continentale et aux Indes, mais ne sont représentées à Madagascar que par cette seule espèce; 2) Il est absolument impossible d'établir une coupure nette entre les épines de type *Diacanthium* et celle de type *millii*, ce que nous affirmons avec force.

Rapportons-nous par exemple à l'*E. leuconeura* (perperam ; *E. lophogona* 12a : 666, fig. 77), dont nous donnons la *descriptio emendata* dans

le travail à paraître bientôt (ces lignes sont écrites le 22 décembre 1969)¹ dans *Webbia*. Cette *Euphorbe* est identiquement la même — à n'en pas douter — que l'« *Euphorbia noehumberti* (forme ou peut-être stade plus jeune) » figurée par URSCH et LÉANDRI (44 : 129, pl. 28).

Les feuilles inférieures de la plantule portent une paire de stipules en soie ou en écaille (voir 12a : 666, fig. 77/H), qui bientôt s'allongent en coussinets à crêtes. La symétrie par 2/5 en est parfaite (Fig. 8), et, chez la plante adulte, les coussinets stipulaires se fondent en formant cinq rangées continues.

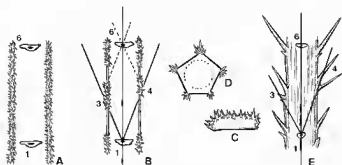


Fig. 8. — A, Partie d'axe principal (« tronc ») d'*Euphorbia leuconeura* montrant les cicatrices foliaires 1 et 6, et les « crêtes stipulaires » caractéristiques de cette remarquable espèce malgache. — B, Chez la plante très jeune, les « crêtes stipulaires » sont interrompues, et il est ainsi facile d'en établir le développement. Dans notre figure (plantule), les insertions foliaires 1 et 6 sont flanquées à droite et à gauche de deux stipules en « brosse » (voir C). La stipule 3 est celle de droite de la feuille du même numéro; la stipule 4, celle de gauche de la feuille n° 4. Chez la plante âgée, les stipules 1, 3, 4, 6 (au total 6 stipules : 2 chaque pour 1 et 6, 1 pour 3 et 4 respectivement) s'unissent en formant les « crêtes stipulaires » ininterrompues de la figure A (voir la situation de ces crêtes dans la figure D, section transversale du « tronc »). — E, Dans l'*E. militi* (ci-devant : *E. splendens*) et les formes de son alliance, les « crêtes stipulaires » demeurent ininterrompues, et donnent origine à des piquants de bonne taille au niveau de chaque insertion foliaire. — Observation : Les lignes 1-6 (voir B, E, 10/A) marquent l'orthostique des *Euphorbes* du groupe *leuconeura militi* à symétrie 2/5; les lignes 1-3 et 1-4 respectivement, sont les parastiques flanquant l'orthostique 1-6. Orthostique et parastique dessinent un losange irrégulier à rapports constants (1-3-4-6 en 2/5, 1-4-6-9 en 3/8, 1-6-9-14 en 5/13), etc.

Les « piquants », « crêtes stipulaires », etc. d'une foule d'*Euphorbes* malgaches (*E. militi*, *E. lophogona*, *E. viguieri*, *E. noehumberti*, etc.) ne représentent que des variations sur le leitmotiv de la morphogénèse stipulaire amorcée par l'*E. leuconeura*. On observe chez ces plantes des piquants simples, composés, ramifiés, réunis ou non par « coussinets », etc., qui reviennent tous au même type morphogène, qu'ils soient ou non vascularisés

1. Nous avons achevé la rédaction de cet article en décembre 1969. Il ne verra le jour, paraît-il, qu'au début de 1973. Nous l'avons repris en main au mois de mars 1972 pour en rectifier quelques informations dépassées. L'article annoncé (dans *Webbia*) a paru le 25 juin 1972. Nous laissons ici le texte de notre article tel qu'il était à ce sujet en décembre 1969.

L'*Euphorbia didiereoides* amorce à son tour une variante dont les éléments constitutifs sont les suivants : 1) Deux coussinets stipulaires surélevés latéraux à la feuille; 2) Un « pied » portant la feuille, la limite entre les deux étant marquée par une articulation. Les coussinets latéraux montrent une tendance très nette à se réunir sous la feuille (Fig. 9), en constituant ainsi l'amorce d'un « podaire » au sens courant du terme.

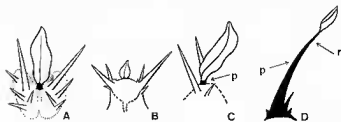


Fig. 9. — A, Chez l'*E. didiereoides* se forment des « coussinets stipulaires » (simple variante de la « brosse » et de la « crête » stipulaire de l'*E. leuconeura*) ayant tendance à se réunir sous le « pied » (en noir) portant la feuille. Cet arrangement et cette tendance suffisent — par évolution secondaire — à produire « l'écusson » caractéristique des Euphorbes du type *triangularis/antiquorum* (comparer les fig. A et B). La « tendance » chez ces plantes jamais ne manque de produire des épines de plus grande taille au niveau de l'insertion foliaire. — C, Croquis montrant le « pied » *p* sous la feuille de l'*E. didiereoides* (chez cette espèce et ses hybrides le « pied » est d'observation facile). On remarquera que le « pied » normal sous la feuille de l'*E. didiereoides* (*p*) correspond exactement — sauf par la longueur — à « l'épîne » (voir fig. D, *r*) laquelle porte exceptionnellement une ascidie foliaire chez des hybrides de l'*E. milii*.

Une deuxième variante est présentée par l'*E. paulianii*, espèce se rapprochant de très près de l'*E. perrieri*. La crête stipulaire est dissociée (fig. 10), et les stipules tendent à se placer en cercle autour de l'insertion foliaire.

Le dernier terme de la « tendance *didiereoides* » est, évidemment, un podaire de type *Diacanthium*; celui de la « tendance *paulianii* » un cercle de « crêtes » menues entourant l'insertion de la feuille (Fig. 10/B). Le premier de ces termes est atteint dans l'*E. pachypodioides*; le deuxième dans « le faisceau annulaire » assigné par POISSON (35 : 56) à la base de la feuille de l'*E. leucodendron*. Nous remarquerons que les « stipules-piquants » de moindre taille de l'*E. neohumberti* sont, à leur naissance assez semblables aux « glandes » du faisceau annulaire de l'*E. leucodendron*.

On trouve donc dans les Euphorbes malgaches le tableau complet de l'évolution de la « stipule ». Le gros de cette évolution est fourni par des variantes du type *leuconeura*, mais le type *diacanthium* y est tout de même atteint (*E. pachypodioides*)¹, ainsi que le type *leucodendron*, préluant à l'élimination de la stipule par réduction ultérieure. Ce tableau est important, absolument probant, et d'une valeur éducative de tout premier ordre.

1. On ne pensera pas ici le moins du monde que l'*E. pachypodioides* est un « *Diacanthium* » perdu, établi à Madagascar grâce à quelque oiseau obligéant, qui en aurait convoyé les graines à travers le canal de Mozambique. L'évolution des Euphorbes malgaches a abouti à « produire » dans la Grande-Ile — par évolution nettement locale —

C'est toute une création qui se déroule sous nos yeux à la manière d'un film, pas à pas, degré par degré.

Nous avons dans notre collection un hybride de souche *mili* dont les stipules se terminent souvent par des folioles en ascidie. Nous avons remarqué le même cas comme fait occasionnel sur d'autres plantules de semblable origine.

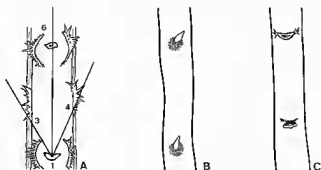


Fig. 10. — A, Chez l'*E. pauliani* la « crête stipulaire » se décompose en deux rangées de stipules alternes « en lame » (variante de la « brosse » de l'*E. leuconoura*). La « lame stipulaire » tend elle-même à entourer la région où se fait l'insertion de la feuille. — B, En « serrant » la « lame stipulaire » autour de l'insertion de la feuille, et en en réduisant les « piquants » à des « émergences » creuses, on atteint les stipules « en paquet » de l'*E. leucodendron* (la classification de cette espèce est fort confuse : le binôme que nous lui assignons ici n'est que provisoire : en tout cas la stipule que nous décrivons n'a rien de banal, et pourra se repérer facilement même *in secco*). — C, Par réduction ultérieure, la stipule est pratiquement éliminée (bas du croquis : *E. orthoclada* / *E. esula* et aff.; haut : *E. antso*, etc.). Dans le premier cas, la stipule n'apparaît plus, dans le second elle est fort réduite, et en franche régression.

Cette « monstruosité » (Fig. 9/D) n'est pas loin d'un fait normal : le « pied-pétiole » ligneux qui porte la feuille chez l'*E. didiereoides* n'est lui-même qu'un « organe stipulaire/piquant » couronné par une articulation (méristème) capable de produire une feuille normale. Privés de cette articulation, les « organes stipulaires/piquants » de type courant demeurent inactifs ou, tout au plus, donnent par exception des ascidies foliaires.

des types (*Diancanthium*, *Esulae*, *Pachycladae*, etc.) qui, rares dans la flore malgache, sont courants ailleurs (Afrique continentale, Canaries, Mexique, etc.). Du point de vue des principes de la botanique, le genre *Euphorbia*, tel qu'il se présente à Madagascar, en Afrique du Sud, etc., vaut à lui seul des milliers de textes, traités, articles, etc. C'est d'une admirable clarté autant du point de vue de la morphologie que de la « spéciation » de l'évolution, etc. Naturellement, il faut comprendre le sujet avant de savoir s'en servir; et il faut bien se dire que les tendances de l'enseignement actuel ne favorisent aucunement la compréhension en profondeur, *analytiquement* et *synthétiquement*, du monde des Plantes. Même les Euphorbes malgaches ne disent rien à celui qui sait sur les « stipules » tout ce qu'en disent les livres, mais presque rien de ce qu'en montre la nature. Rien non plus ne se consuevit dans l'esprit de ceux qui croient fermement que, par exemple, l'*E. pachypodioides* est arrivé à Madagascar grâce aux « moyens de fortune » chers à la « phytogéographie » darwinienne.

Nous ferons remarquer que des faits du même ordre s'observent sur les « fouets » de *Quisqualis indica*, donnant des « pétioles » en « aiguillon » couronnés par des folioles qui ne sont pas loin d'être des « ascidies » pareilles à ceux de nos Euphorbes. Ravivée par un méristème/articulation terminal, la feuille-épine de *Berberis* devient une « stipule », alors que sa partie centrale se mue en pétiole articulé au sommet (voir 12a : 900, fig. 110). Disons donc que la distinction à établir entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt* est en principe fort nette, et que les « piquants » des *Euphorbia* sont à la fois des épines, des stipules et des *Unterblätter*. A partir de ce point s'ouvre tout un vaste champ de morphogénèse comparative dont, croyons-nous, même pas les abords n'ont été explorés jusqu'à ce jour.

Naturellement, nous ne pouvons nous associer aux conclusions de VERDUS et de PLANTEFOL. Les distinctions qu'ils voudraient établir entre les épines du type *mili* et celles d'autres Euphorbes n'existent aucunement dans la nature, quoi que puissent en dire les textes.

CONCLUSIONS

1. La notion, malheureusement toujours très répandue, qu'une morphologie « bonne », « orthodoxe », etc. s'oppose à une morphologie « mauvaise », « hérétique », etc. est enfantine. Prétendu apôtre de la dernière, nous n'avons cependant rien en commun (voir 36 : 427; 15 : 143 s, 160 s; 13 : 797 s) avec des auteurs dont on nous rapproche¹. « Orthodoxe » serait, d'après ses tenants, la morphologie imprégnée des spéculations de GOETHE sur les « métamorphoses ». Nous récusons cette notion, source d'une confusion dans les esprits qui est responsable de stériles discussions depuis plus d'un siècle. *Gæthe n'a pas mieux vu que Ptolémée*. GOETHE a bâti toute une « théorie des métamorphoses » en observant les apparences de la vie végétale, comment par exemple la virescence tourne le « carpelle » en « feuille », de quelle manière le « carpelle » ressemble à la « feuille », jusqu'à quel degré le staminode paraît être intermédiaire entre le pétale et l'étamine, etc. GOETHE n'est pas allé au-delà des apparences pour la bonne raison que : 1) Jamais il ne fut un esprit capable de recherche exacte, minutieuse, en un mot, scientifique, ce qui d'ailleurs il déclara lui-même (« Trennen und Zählen lag nicht in meiner Natur » (I : 70); 2). Ses incursions dans le champ de sciences autres que la botanique ont bien vite été jugées pour ce qu'elles étaient, c'est-à-dire les fantaisies d'un amateur; 3) Eût-il voulu mieux faire en 1790, GOETHE ne l'aurait pu en raison de l'état des connaissances botaniques à l'époque. PTOLÉMÉE, on le sait, ne vit aucune raison de douter que le soleil tournât autour de la terre vu qu'il se lève et couche à des points opposés de l'horizon, ce qui d'ailleurs, à l'exception de quelques esprits

1. Cette remarque vaut particulièrement pour MEEUSE. MELVILLE est, pour nous, un auteur qui ne manque aucunement de réels mérites. Nous souhaitons pouvoir analyser la question dans un travail à venir destiné à « faire le point » des critiques que CORNER adresse à MELVILLE.

« hérétiques », tout le monde tenait pour assuré autour de lui. *Le rapprochement que nous établissons entre Goethe et Ptolémée est absolument justifié autant du point de vue historique que de celui des faits et de leurs conséquences.* Ce qui est vrai de GOETHE et de PTOLÉMÉE l'est autant, du moins à beaucoup de points de vue, de CHARLES DARWIN. Il est, dans l'histoire de la pensée autant que dans l'histoire au sens courant du terme, de « grandes figures » qui, pour une foule de raisons — à tort et à raison — ont moulé la pensée de générations. Pour nous, *situer ces figures et en analyser la pensée dans le but d'en expliquer le ressort et le pouvoir est la tâche principale de toute didactique menée en profondeur.* Le fait n'est rien si on en donne une fausse interprétation, et toute interprétation revient toujours à un nom, à une époque, à un lieu qu'il importe de fixer avec toute précision. Dans la botanique moderne, GOETHE compte pour beaucoup plus que BERNARD DE JUSSIEU, car c'est GOETHE qui « nous a appris à « penser » », et c'est bien de sa façon de le faire que la botanique doit se défaire surtout et avant tout.

2. La morphologie se disant « orthodoxe » connaît très peu l'histogénèse, pas du tout la symétrie, assez mal la logique. Cette carence ne contribue à aucunement à améliorer les travaux.

3. *Homologie* ne peut être, dans les sciences, un mot creux. Si on l'invoque, on doit avoir des raisons précises.

4. Les épines des Euphorbes ont la même origine et la même nature, autant chez *Euphorbia milli* (*splendens*) que chez *E. antiquorum*, *E. triangularis*, *E. pachypodioides*, etc.

5. En raison de l'importance tout à fait capitale du sujet *carpelle/feuille* nous résumerons avec quelque détail nos conclusions sur cette matière :

A. — *Le réseau ovulifère (placenta sensu lato) est indépendant du carpelle.* Tout un siècle de travail a prouvé qu'il existe des placentas que l'on ne peut d'aucune manière faire rentrer dans le carpelle, alors que d'autres placentas existent également dont l'union avec le carpelle (par « transfusion », « fusion congénitale », etc.) est très intime. Ne serait-ce que dans un souci d'utilité pratique le fait est à reconnaître *tel quel*, quitte à en raisonner cas par cas. Ce n'est pas « l'orthodoxie » qui peut avoir la parole dans une question de cette portée.

B. — *Les parois du gynécée sont souvent beaucoup plus compliquées que celles du carpelle conçu comme organe « foliaire ».* Le gynécée, en particulier, est ce qui reste d'un strobile pré-angiosperme pélorié; donc, l'héritier de toutes sortes de tissus. Toute étude qui l'ignore lui fait tort foncièrement.

C. — Un organe — normalement composé de 3 parties, centrale et latérales — que l'on nomme couramment *écaille* (de bourgeons, etc.), *Unterblatt* (partie « stipulaire » de la feuille, sous-jacente ou latérale à la base du pétiole), etc. est la clé de voûte de la formation du *carpelle* autant

que de la *feuille*. Il devient *carpelle* lorsqu'il porte des ovules; il est la souche de la *feuille végétative* s'il est pourvu d'un *méristème ventral ad hoc*. Les *stipules* reviennent aux secteurs latéraux de l'écaille et représentent le plus souvent des « *énations* » du cortex, ce qui explique qu'elles ne tombent pas avec la *feuille*.

D. — Les rapports entre la *stipule*, le *carpelle*, la *feuille végétative* offrent des problèmes passionnants aux chercheurs qui voudront s'y dédier *libres de toute préconception académique*. Nombre de ces problèmes n'ont même pas été énoncés; GOETHE ne les ayant pas vus, les successeurs de GOETHE n'ont pas jugé opportun de les voir.

E. — On ne dira donc pas — si l'on veut parler et penser d'une manière précise — que le « *carpelle* », étant « *homologue* » par nature de la « *feuille végétative* », se « *métamorphose* » en elle en cas de « *monstruosité* ». On dira plutôt que « *l'écaille* » susceptible de donner un « *carpelle* » ou une « *feuille végétative* » d'après la nature des *méristèmes*, sexuels ou autres, qui sont appelés à s'en charger dans tel ou tel cas; que l'écaille dis-je peut être atteinte de troubles hormonaux, etc. — qui en altèrent l'état à attendre dans telle ou telle autre situation. De la sorte, son développement étant dérangé, « *l'écaille-carpelle* » est « *indécis* », et est susceptible, le cas échéant, de tourner en « *écaille-feuille* » (*Unterblatt + Oberblatt*) plus ou moins bien « *réussie* ». On remarquera que le cas où la *feuille* se mue en *carpelle* sur une branche normalement *feuillée* est infiniment plus rare (nous ne l'avons constaté que chez certaines *Euphorbes*, et toujours pas loin des *inflorescences*) que l'inverse, c'est-à-dire le cas d'un *carpelle* revenant à la *feuille*. C'est donc bien l'absence ou l'inhibition d'un *méristème* (qu'on veuille l'appeler *hormone*, *contrôle*, etc.) de sexualisation qui « *métamorphose* » le *carpelle* en *feuille*.

F. — Conçu en termes précis, le problème de la « *métamorphose* » passe enfin du champ des apparences et des ressemblances à celui de l'histologie de la symétrie, de la morphogénèse, des « *contrôles* » hormonaux, ce que nous croyons être un gain indiscutable. Nous ferons remarquer que la « *métamorphose* » d'« *organes foliaires* » en « *organes sexuels* » est une question de la plus haute importance. En effet, il est établi (voir DUNCAN, dans Bull. Torrey Bot. Club 67 : 408, 1940, confirmant les données de STRASBURGER, 1873) que : « *The sporocarp initial originates by the dichotomy of the leaf initial and represents the transformed lower lobe of the leaf* ». Il est donc nécessaire de bien entendre ce que signifient les mots que nous employons, malheureusement souvent, sans trop y penser.

G. — Il est *essentiel* de rétablir la symétrie — dont la *phyllotaxie* n'est qu'une branche — dans tous ses droits. L'étude des articulations, nœuds, etc. est très importante.

H. — Le *carpelle* et la *feuille végétative* répondent à deux spécialisations divergentes de l'écaille. L'écaille elle-même doit son origine première à des « *trichomoides* », c'est-à-dire à des « *paquets de cellules* » qui ne sont

pour le moment pas plus « branche » que « feuille ». Le placenta est dans le même cas, de telle sorte que se demander si le « carpelle », le « placenta » sont « rameau » ou « feuille » porte à faux. Nous renvoyons nos lecteurs pour ce qui est des rapports « rameau/feuille/épine », etc. à un de nos travaux (45), et en ce qui touche les rapports du placenta, etc. en relation avec la haute systématique à une autre étude (40, 345 s). Si nos lecteurs ne trouvent pas dans nos écrits la « Vérité », ils pourront toujours puiser de quoi réfléchir. Or, c'est bien de *penser* que la botanique, la biogéographie, etc. ont aujourd'hui le besoin le plus pressant.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ARBER, A. — Gœthe's Botany, with the Metamorphosis of Plants (1790) and Teller's Ode to Nature (1872). *Chronica Botanica*, U.S.A. (1946).
- (2) — The Natural Philosophy of Plant Form, Cambridge G.B. (1950).
- (3) ARNAL, C. — Sur l'autonomie du style et du stigmaté chez les Violacées. *Bull. Scientif. Bourgogne* 10 (1) : 5 (1941-1944), 1944.
- (4) BAEHNI, Ch. — M. DE GÛETHE, botaniste. *Gesnerus* 6 : 110 (1949).
- (5) BAILEY, I. W. and NAST, C. G. — The comparative Morphology of the *Winteraceae*. II. Carpels. *Journ. Arnold Arboretum* 24 : 472 (1943).
- (6) BANCILHON L., — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 260/Groupe 11 : 5327 (1965).
- (7) BANCILHON L., NOZERAN, R. et ROUX J. — Observations sur la morphogénèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Naturalia Monspeliensia*, Sér. Bot. 15 : 5 (1963).
- (8) COSTERUS, J. C. — Dialyse du pistil de *Rhododendron*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 18 : 231 (1921).
- (9) CROIZAT, L. — A comment on current notions concerning the leaf, stipule and bud-scale of the Angiosperms. *Lingnan Sc. Journ.* 19 (1) : 49 (1940).
- (10) — The Concept of Inflorescence. *Bull. Torrey Bot. Cl.* 70 : 496 (1943).
- (11) — The inflorescence of "Zea Mays" A Restatement (La Inflorescencia del Maiz). *Rev. Argentina Agron.* 15 : 160 (1948).
- (12) — *Principia Botanica*, 2 vol (12a, 12b), Caracas (1960).
- (13) — Space, Time, Form: The Biological Synthesis, Caracas (1962).
- (14) — Que faut-il entendre par « branche courte » dans les Didiéracées, etc.? *Atti Ist. Bot. Lab. Crittogamico Univ. Pavia*, ser. 6, 2 : 33 (1966).
- (15) — An Introduction to the subgeneric classification of « *Euphorbia* » L. with stress on the South African and Malagasy species. II. *Webbia* 22 : 83 (1967).
- (16) — Introduction raisonnée à la Biogéographie de l'Afrique. *Memorias Soc. Brotariana* 20 : 1-45 (1968).
- (17) — Quelques réflexions sur la morphogénèse des cyathiums aberrants d'*Euphorbia*. *Adansonia*, sér. 2, 9 : 5 (1969).
- (18) CUSSET, G. — Essai d'une taxonomie foliaire dans la tribu des *Bauhinieae*. *Adansonia*, sér. 2, 6, 252 (1966).
- (19) FOSTER, A. S. — Leaf Differentiation in Angiosperms. *Bot. Review* 2 : 349 (1936).
- (20) GUÉDÈS, M. — La stipule ligulaire de *Drosera rotundifolia* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 263 sér., D : 963 (1966).
- (21) — Le Carpelle de *Prunus paniculata* Thunb. (*P. serrulata* Lindl.). Ses modifications morphologiques dans les fleurs doubles et sa signification. *Flora* 156 : 464 (1966).
- (22) — Les appendices ventraux de l'étendard de *Wisteria* (Papilionacées). *Phyton, Austria* 13, 1-2 : 45 (1968).
- (23) — Le Carpelle et le Gynécée de *Merremia angustifolia* Hall. (Convolvulacées). *La Cellule* 67 (2) : 139 (1968).

- (24) HALLÉ, F. et OLDEMAN, R. A. A. — Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres tropicaux. Monographie 6, Masson et Cie, Paris (1970).
- (25) HARMS, H. — Ueber eine Meliacee mit blattbürtigen Blüten. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 35 : 338 (1917).
- (26) HUNT, K. W. — A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel. Amer. Jour. Bot. 24 : 288 (1937).
- (27) JACOBS, D. L. — Shoot segmentation in *Anacharis densa*. Amer. Midland Nat. 35 : 283 (1946).
- (28) KAUSMANN, B. — Botanische Studien (herausg. TROLL et VON GUTTENBERG, Heft 3) : Histogenetische Untersuchungen zum Flachsrossproblem (1955).
- (29) LEINFELLNER, W. — Die petaloïden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. Oest. Bot. Zeitschr. 101 : 374 (1954).
- (30) LOISEAU, J. E. — La Phyllotaxie. Monographie 4, Masson et Cie, Paris (1969).
- (31) MARTENS, P. — Rev. Questions scientif. (Belgique) : 579 (oct. 1961).
- (32) MOGLIANO, B. M. — De Caulomatische Orsprong van Zadenknoppen bij Caryophyllaceën en Primulaceën. These, Univ. Amsterdam ; 1-66 (1966).
- (33) OOSTSTROOM, VAN, S.J. — *Convolvulaceae*. Flora Malesiana, ser. 1, 44 : 388 s. (1953).
- (34) PLANTEFOL, L. — Remarques à propos de la note de M^{lle} M. Cl. VERDUS sur la « Nature des épines de l'*Euphorbia triangularis* Desf. ». C. R. Acad. Sc. Paris 26, 2. sér. D : 1224 (1966).
- (35) POISSON, H. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar, Paris, A. Challamel éd. (1912).
- (36) ROHWEDER, O. — Karpellbau und Syncarpie bei Ranunculaceen. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch. 77 : 376 (1967).
- (37) ROTH, I. — Relation between the histogenesis of the leaf and its external shape. Botanical Gazette 118 : 237 (1957).
- (38) SATINA, S. — Blakeslee : The Genus *Datura* (by: AVERY, A. G., SATINA S., RIETSEMA, J.). New-York, Ronald Press Co. (1959).
- (39) SKUTCH, A. F. — A compound leaf with annual increments of growth. Bull. Torrey Bot. Cl. 73 : 542 (1946).
- (40) STERLING, C. — Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. Bull. Torrey Bot. Cl. 80 : 457 (1953).
- (41) SYKES, M. G. — Le Anatomy and morphology of *Tmesipteris*. Ann. Botany 22 : 63 (1968).
- (42) TROLL, W. — Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil, Jena, Fischer Ver. (1954).
- (43) TROLL, W. et HARTL, D. — Ueber einiger Baueigentümlichkeiten von *Limosella aquatica* L., insbesondere ihre Infloreszenz. Akad. Wissensch. Liter. Mainz, 1955, Abhandl. Math.-Naturwissensch. Kl., n° 5 : 143 (1955).
- (44) URSCH, E. et LÉANDRI, J. — Les Euphorbes malgaches épineuses et charnues du Jardin Botanique de Tzimbazaza. Méms. Inst. Scientif. Madagascar, sér. B, 5 : 109 (1954).
- (45) VERDUS, M. Cl. — Nature de l'épine de l'*Euphorbia triangularis* Desf. C. R. Acad. Sc. Paris 262, sér. D : 12-20 (1966).

Apdo. 60262
CARACAS - VENEZUELA.